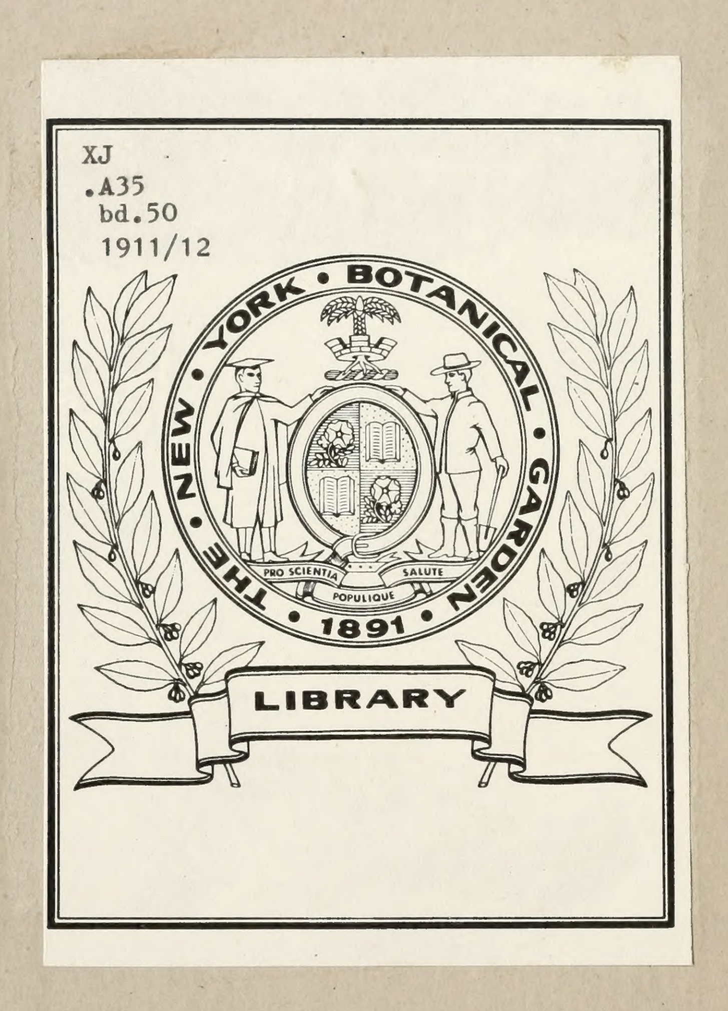




THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
POPULIQUE
SALUTE
1891
LIBRARY









JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfzigster Band

Mit 6 Tafeln und 141 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1912

Druck von E. Buchbinder, Neuruppin.

Inhalt.

Heft 1; ausgegeben im September 1911.

Heft 2; ausgegeben im November 1911.

Heft 4; ausgegeben im Februar 1912.

Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

Druckfehlerberichtigung.

Seite 12 Zeile 2:

Präsentationszeiten statt Reaktionszeiten.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 3 Mk. 75 Pfg.,
für den Einzelverkauf 5 Mk. — Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfzigster Band. Erstes Heft.
Mit 17 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1911

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im September 1911.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Analyse des geotropischen Reizvorgangs mittels Luftverdünnung.

Von

Árpád Paál.

Mit 2 Textfiguren.

I. Historisches.

Mit der Einwirkung des verminderten Luftdruckes auf den Geotropismus haben sich bereits mehrere Forscher befaßt. Die erste diesbezügliche Angabe ist eine bei der Untersuchung der intramolekularen Atmung nebenbei gemachte Beobachtung Wortmanns: die Abwesenheit des Sauerstoffes bedingt Stillstand des Wachstums und der geotropischen Krümmung[1]).

Der in obigem berührte Zusammenhang des Wachstums und der tropistischen Krümmungsfähigkeit bildet den Grund der späteren Untersuchungen Wortmanns. Wieler[2]) wies nach, daß ohne eine gewisse minimale Menge von Sauerstoff kein Wachstum stattfindet. Demzufolge ist auch keine geotropische (und heliotropische) Reaktion zu erwarten. Wortmann[3]) hat dies auch experimentell bestätigt. Sodann versuchte er — soweit dies bei der damaligen Entwicklung der Reizphysiologie möglich war — auch den Einfluß der Abwesenheit des Sauerstoffes auf die einzelnen Teile des ganzen Vor-

1) Wortmann, Über die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Atmung der Pflanzen. Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg, 1879, Bd. II.

2) Wieler, Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffes. Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen, 1883, Bd. I; ferner Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, XIX. Jahrg., S. 366.

3) Wortmann, Studien über geotropische Nachwirkungserscheinungen. Bot. Ztg., 42. Jahrg., 1884.

ganges festzustellen. Er exponierte die Versuchspflanze unter normalem Drucke in horizontaler Lage bis zu dem Momente, in welchem die ersten Anzeichen der Krümmung sichtbar wurden, der Reiz also schon sicher empfangen wurde (die Präsentationszeit war damals noch ein unbekannter Begriff) und evakuierte dann. Die Krümmung hielt noch eine Zeitlang (1—1,5 Std.) an. Wenn er die normalen Luftdruckverhältnisse vor dem gänzlichen Stillstand der Krümmung wieder herstellte, so verlief die Reaktion weiter bis zur Vollendung. Wenn aber die Pflanze, nach Stillstand der Krümmung unter normale Druckverhältnisse gebracht wurde, trat keine Krümmung mehr ein. Bei gänzlicher Abwesenheit des Sauerstoffes hält die Krümmung beinahe sofort inne und die Erregung erlischt.

Zur selben Zeit stellte auch Kraus[1]) ohne Rücksicht auf die Teilprozesse kurz soviel fest, daß die Sensibilität der geotropischen Organe in Wasserstoff oder Kohlensäure schwindet und auch in normaler Luft erst nach und nach wiederkehrt.

Eingehendere und zielbewußtere Untersuchungen führte Correns[2]) aus, der bereits die Frage berührt, von welchem Einflusse die Abwesenheit des Sauerstoffes auf die einzelnen Teile des Reizvorganges, nämlich auf die Perzeption, Reaktion und Rückkehr in die Ruhelage sein könne? Jedoch gerade betreffs des Geotropismus konnte er nur geringe Resultate aufweisen. Bei einem gewissen Mangel von Sauerstoff steht das Wachstum nach einer gewissen Zeit still. Eine geotropische Reaktion tritt aber nur unter solchen Verhältnissen ein, bei welchen auch das Wachstum andauert (vgl. das bereits erwähnte Resultat von Wortmann). Mit anderen Worten: das Sauerstoffminimum ist sowohl für das Wachstum, als auch für die geotropische Reaktion etwa das gleiche; bei verschiedenen Pflanzen jedoch kann dieses Minimum verschieden sein. Bei Exponierung unter dem Minimum tritt auch in normaler Atmosphäre keine Nachwirkung ein. Aus dem Gesagten läßt sich feststellen, daß der Sauerstoff zur Krümmung und zur „Erlangung der Disposition zu derselben" notwendig ist; daß derselbe jedoch auch Voraussetzung der Perzeption wäre, läßt sich nicht sagen (vgl. die späteren Resultate Czapeks). Es ist aber zu bemerken, daß aus solchen Experimenten die Abhängigkeit der Perzeption vom

1) Kraus, Über die Wasserverteilung in der Pflanze. Ref. Justs Bot. Jahresber., Bd. 1884.

2) Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora 1892.

Sauerstoffe sich nicht deutlich bestimmen läßt; Correns behielt die Versuchspflanzen 1—2 Std. lang in horizontaler Lage, die Expositionszeiten wahrscheinlich so wählend, daß dieselben nur wenig kürzer seien, als die Reaktionszeiten. Bei langer Exponierung ist jedoch auch ein großer Teil der motorischen Phase bereits abgelaufen, sodaß die hierauf folgende Sauerstoffentziehung den Vorgang bereits in sehr vorgeschrittenem, der Reaktion nahem Zustande antrifft und unterbricht. Das Erlöschen des Vorganges kann nun in diesem Zustande ganz anders (langsamer, schneller) vor sich gehen als in dem nach kurzer Exponierung ausgelösten Zustande. Ein klares Bild der Beeinflussung der Perzeption durch die Abwesenheit des Sauerstoffes läßt sich nur mit Hilfe kurzer Exponierung gewinnen.

„Was die Vernichtung der induzierten Nachwirkung durch den Sauerstoffentzug anbetrifft", so erhielt Correns von denjenigen Wortmanns abweichende Werte: die in normaler Atmosphäre begonnene Krümmung wurde auch, nachdem die Versuchspflanze mehrere Stunden lang in Wasserstoff gehalten war, die Krümmung also pausiert hatte, von neuem aufgenommen (während dies laut Wortmann nach 10 Minuten in Wasserstoff nicht mehr der Fall war). Die Abwesenheit des Sauerstoffes bewirkt nur eine Hemmung der Nachwirkung, vernichtet dieselbe jedoch nicht solange, bis nicht eine andere zerstörende Wirkung eintritt.

Czapek[1]) wirft die Frage auf, ob die äußeren Bedingungen der Perzeption und des Eintretens der Reaktion die gleichen seien. Unter anderem versucht er die diesbezügliche Rolle des Sauerstoffes zu bestimmen. Er bemerkt, daß, wenn bei einer Exponierung unter Umständen, welche die Reaktion verhindern, dieselbe dann auch später unter normalen Verhältnissen nicht eintritt, daraus noch nicht folgt, daß die Perzeption nicht erfolgt ist, da möglicherweise irgendein anderer Teil des ganzen Prozesses ausgeschaltet wurde. Und Czapek fand übereinstimmend mit Wortmann und Correns, daß eine Exponierung von 3 Stunden in Wasserstoff keine Reaktion als Nachwirkung erzeugt. Was für eine lange Exponierung hierzu nötig wäre, läßt sich so einfach nicht bestimmen, da ein längerer Aufenthalt in Wasserstoff der Pflanze auch im allgemeinen schädlich ist, also nicht nur die Perzeption, sondern auch die Reaktionsfähigkeit beeinflußt. Jedoch mit Benutzung des Resultates von Chudjakow, daß bei Abwesenheit des Sauerstoffes die Keimwurzeln

1) Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII.

um so schneller zugrunde gehen, je höher die Temperatur ist, wies er nach, daß bei einer Temperatur von 0° C die Sensibilität bei Abwesenheit des Sauerstoffes nicht schwindet, sondern nur geschwächt wird, da bei einem Reiz von 24 Stunden Dauer die Krümmung eintritt. Eine Perzeption ist demnach auch unter solchen Verhältnissen möglich, welche das Wachstum und den Eintritt der Reaktion verhindern.

Dies sind die Resultate der bisherigen, unser Thema berührenden Untersuchungen. Die reizphysiologische Analyse des Geotropismus ist jedoch auch seit dem Erscheinen der neuesten derselben, derjenigen Czapeks, bedeutend fortgeschritten. Für uns besitzen besonders jene Resultate eine Wichtigkeit, welche sich auf die Zeitverhältnisse und auf die gegenseitige Abhängigkeit der Detailprozesse, der sensorischen und motorischen Phase, beziehen: die Bestimmung der Präsentationszeit[1]), die Bestimmung des Perzeptions- und des Präsentationsvorganges, der Perzeptions- und Präsentationszeit[2]), die Unabhängigkeit der Reaktionszeit (der Schnelligkeit der motorischen Phase) von der Zeitdauer und Intensität der Reizung und von der Intensität der Erregung[3]), die verschiedene Abhängigkeit der beiden Phasen von äußeren Faktoren[4]).

Auf Grund des Gesagten ist die Aufgabe von selbst gegeben: unter Benutzung der neugewonnenen Resultate den Einfluß des Sauerstoff- und Luftdruckes auf die geotropischen Detailprozesse, die Perzeption und Reaktionsentfaltung zu untersuchen. Denn die Einwirkung eines beliebigen äußeren Faktors auf einen gewissen Vorgang, auf das Ganze des Vorganges, läßt sich nur so erkennen, wenn man die Einwirkung desselben auf jeden einzelnen der Detailprozesse besonders bestimmt.

II. Methodisches.

Über die Ausführung der Experimente sei im allgemeinen folgendes gesagt:

1) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905.

2) Fitting, a. a. O. — Vgl. Brunn, Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Cohn, Bd. IX, 1909; ferner Rothert, Über Heliotropismus. Ebenda, Bd. VII, 1894.

3) Czapek, a. a. O. — Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898. — Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Ebenda, Bd. XLIV, 1907. — Fitting, a. a. O.

4) Czapek, a. a. O. — Bach, a. a. O., Grottian, Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus. Beihefte z. Bot. Centralbl., Bd. XXIV, I.

Ich bestimmte Reaktions- und Präsentationszeiten; die Angaben der einzelnen Experimente mußten auch unter sich schon möglichst durchschnittlich sein, da dieselben für die Vergleichung miteinander bestimmt waren. Bei solchen Versuchen ist die Ausschaltung der individuellen Abweichungen unbedingt notwendig und das beste Mittel hierzu ist die gleichzeitige Verwendung einer möglichst großen Individuenzahl bei den Experimenten. Außerdem ist es besonders bei Präsentationszeitbestimmungen wichtig, daß die gesamten Exemplare ein und desselben Versuches auf einmal, als ein ganzes und möglichst rasch zu handhaben und aus der normalen Ruhelage in die Versuchslage zu überführen seien. Sodann ist es ratsam, daß die einzelnen Exemplare auf gleicher Entwicklungsstufe befindlich seien. Allen diesen Ansprüchen zu genügen, schien mir nach längeren Versuchen die folgende Methode geeignet.

Nachdem die Mehrheit der in Sägemehl keimenden Samen eine etwa 3—4 mm lange Wurzel getrieben hatte (nach Ablauf von ca. 48 Stunden), spießte ich dieselben, als zur weiteren Behandlung geeignet, auf einen Korkpfropfen von 12 cm Durchmesser und zwar derart, daß die Medianebenen der Keimlinge und dementsprechend auch die Nutationsebenen der Wurzeln zueinander parallel waren. Mit diesem Kork verschloß ich ein Glasgefäß von entsprechender Größe, auf dessen Grunde zum Zweck der Sättigung der Luft mit Feuchtigkeit eine mit Wasser getränkte Torfplatte angebracht war. Die Keimlinge wurden natürlich so aufgespießt, daß die Keimwurzeln im Inneren des Gefäßes senkrecht abwärts gerichtet waren. In diesem feuchten Raum im Dunkeln und in der geotropischen Ruhelage wachsend erreichte die Mehrheit der Wurzeln in 24 Stunden die nötige Länge und Ausbildung. Die wenigen, zum Versuche allenfalls nicht geeigneten, verletzten oder gekrümmten Wurzeln lassen sich jetzt schnell beseitigen und der Kork ist mit den darauf befindlichen Wurzeln zusammen als ein Stück zu handhaben: er ist im Augenblick so zu stellen, daß die Wurzeln in die Expositionslage gelangen wie es bei Reaktionszeitbestimmungen nötig ist, oder auf den Klinostat zu überführen, oder unter die Glocke der Luftpumpe zu bringen usw. Selbstverständlich sorgte ich auch im weiteren Verlaufe des Versuches für die Luftsättigung mit Wasserdampf und zwar entweder ebenfalls durch feuchten Torf oder — unter der Glocke der Luftpumpe — durch eingegossenes Wasser, feuchtes Fließpapier. Daß der Feuchtigkeitsgehalt der Luft genügend war und die Wurzeln weder während der Vorbereitung,

noch während des Versuches ihre Turgeszenz verloren haben, davon überzeugte ich mich mittels der Sachsschen Methode, durch einseitiges Anfeuchten der Wurzeln[1]).

Zur Luftverdünnung benützte ich die Arzbergersche Wasserstrahlluftpumpe mit Vakuummeter. Die Evakuationsglasglocke war von möglichst geringem Hohlmaße, damit die erwünschte Luftverdünnung rasch zu erlangen sei.

Bei den meisten Versuchen benützte ich 20—30 Wurzeln. Als Reaktionszeit nahm ich die Zeit, während welcher sich die absolute Mehrheit der Wurzeln schon mit freiem Auge sichtbar krümmte. Bei Präsentationszeitbestimmungen war die Aufmerksamkeit darauf gerichtet, ob die Zahl der nach Exponierung von gewünschter Zeitdauer während des Rotierens auf dem Klinostat sich krümmenden Wurzeln die absolute Mehrheit erreicht oder nicht.

Die Möglichkeit der Vergleichung der Resultate untereinander schien mir wichtiger, als die Verallgemeinerung derselben auf mehrere Arten. Deshalb benützte ich bei sämtlichen Versuchen dieselbe Pflanze, die Keimwurzeln von *Phaseolus vulgaris*. Wir haben ja so keinen Grund zu der Voraussetzung, daß wenigstens in dieser Hinsicht andere Pflanzen ein anderes Verhalten zeigen würden.

Die Temperatur betrug bei den Versuchen, bei welchen keine besondere Abweichung angeführt ist, 18—21° C.

Diejenigen Wirkungen der Luftverdünnung, welche im folgenden zur Sprache kommen, sind so zu betrachten, wie die Wirkungen der entsprechenden Partiärpressung des Sauerstoffes[2]).

III. Versuche.

1. In verdünnter Luft verlängert sich die geotropische Reaktionszeit. Dies war bereits aus den orientierenden Versuchen ersichtlich. Ich bestimmte serienweise die der verschiedenen, stärkeren und schwächeren Luftverdünnung entsprechenden Reaktionszeiten, bzw. wie sich die Reaktionszeit bei stufenweiser Verdünnung der Luft ändert.

Die Reaktionszeit wird durch verschiedene, unberechenbare oder nicht leicht zu regulierende Faktoren ziemlich stark beein-

---

1) Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. I., 1873, Gesamm. Abh. üb. Pflanzenphys., Bd. II, Nr. XXXI.

2) Vgl. Czapek, Biochemie der Pflanzen. Jena, 1905, Bd. II, S. 393. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1897—1904, Bd. I, S. 542 und die dort zitierten Arbeiten.

flußt[1]). Die Abweichungen können auch beträchtlich sein; die Reaktionszeit besitzt keinen konstanten Wert — wenigstens bei meiner Versuchseinrichtung nicht —. Eine Vorversuchsreihe ergab für die Reaktionszeit unter normalem Luftdrucke bei 17—20° C folgende Werte: 110, 120, 105, 105, 115, 120, 110, 105, 75 Minuten. Und ähnliche Abweichungen konnte ich für die Reaktionszeiten bei Luftverdünnung erwarten und sodann auch tatsächlich beobachten. Die beobachteten Zahlen sind also auch untereinander nicht vergleichbar. Auch die normale Reaktionszeit ist nicht so beständig, daß sich die Reaktionszeiten bei Luftverdünnung mit dem für ein und allemal festgestellten Werte derselben vergleichen ließen. Ebenso nichtssagend ist auch die Differenz der verlängerten und der normalen Reaktionszeit, der absolute Wert der Reaktionsverlängerung. Dieser Umstand machte einen beständigen, vergleichenden Kontrollversuch nötig. Die zur Vergleichung dienende normale Reaktionszeitbestimmung geschah mit Material aus derselben Kultur wie bei den Versuchen, mit denselben in gleicher Zeit, unter gleichen Bedingungen und mit der gleichen Einrichtung. Damit aber die Reaktionsverlangsamungszahlen der Serie untereinander vergleichbar seien, nahm ich als Maßstab der Verlängerung nicht deren absoluten Wert oder den absoluten Wert der verlängerten Reaktionszeit, sondern das Verhältnis der in verdünnter Luft verlängerten Reaktionszeit zu der Reaktionszeit des Kontrollversuchs, resp. den Quotient der beiden, den Verlängerungsquotient, welcher also zeigt, wieviel mal länger die verlängerte Reaktionszeit ist als die normale Reaktionszeit.

Bei den Versuchen habe ich die in verdünnter und normaler Atmosphäre bestimmten Reaktionszeiten verglichen. Auf diese Art läßt sich die Fehlergrenze durch Vergleichung der unter normalem Drucke beobachteten Reaktionszeit mit der zur selben Zeit ebenfalls unter normalem Drucke beobachteten Reaktionszeit feststellen. Die aus diesen Werten berechneten Quotienten müßten im idealen Falle 1,00 ergeben und die +- und —-Abweichungen von dieser Zahl ergeben die Fehlergrenze in mit den späteren Quotienten unmittelbar vergleichbarer Form. Dieselben zeigen, welche Abweichungen unter den an Material aus derselben Keimung, zur selben Zeit und unter denselben äußeren Bedingungen bestimmten Reaktionszeiten möglich sind.

1) Vgl. Bach, a. a. O.

Tabelle I.

Versuch I		Versuch II		Quotient der beiden Reaktionszeiten
Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	
33	100 Min.	25	100 Min.	1,00
31	75 „	35	75 „	1,00
33	90 „	33	85 „	1,05
17	70 „	17	75 „	0,93

Die Fehlergrenze beträgt also in Quotienten ausgedrückt 0,08. Die bei den Versuchen beobachteten Abweichungen haben diese Grenze auch nicht überschritten.

Die sich auf die Reaktionszeit bei Luftverdünnung beziehenden Resultate der einzelnen Versuche sind in der folgenden Tabelle II zusammengefaßt.

Auf Grund der Mittelwerte der Tabelle II läßt sich die Kurve (Fig. 1) der Verlängerung der Reaktionszeitverlängerung bei vermindertem Luftdrucke konstruieren.

Sowohl aus dieser Kurve, als aus den Mittelwerten selbst ist ersichtlich, daß die Reaktionszeiten mit den entsprechenden Luftverdünnungen, beziehentlich Sauerstoffpartiärpressungen nicht einfach im umgekehrten Verhältnis stehen, sondern daß der Zusammenhang ein komplizierterer ist.

Im allgemeinen ist das wahrscheinlichste, daß die Reaktionsverlängerung eigentlich durch eine Verminderung der Atmungsintensität hervorgerufen wird. Die Veränderung der Atmungsintensität der Partiärpressung des Sauerstoffes gemäß verrät jedoch einen Zusammenhang ganz anderer Art, gibt ein anderes Grafikon als die Veränderung der geotropischen Reaktionszeit. Nach den Versuchen von Wilson, Stich, Johannsen[1]) genügen 4—2—1% Sauerstoff zur normalen Atmung; störend wirkt nur eine noch geringere Partiärpressung des Sauerstoffes. Wenn man dies mit dem vorigen Resultate vergleicht, wird klar, daß die geotropische Reaktionszeit der Atmungsintensität nicht einfach proportional ist.

---

1) Wilson, Über die Atmung der Pflanzen. Vorl. Mitteil. Flora, 1882; ferner bei Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. I, S. 654. — Stich, Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzung. Flora, Bd. 74, 1891. — Johannsen, Über den Einfluß hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. I, 1885. — Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 547 und Czapek, Biochemie der Pflanzen, 1905, Bd. II, S. 393.

Tabelle II.

Versuch mit Luftverdünnung			Kontrollversuch		Quotient der Reaktionszeitverlängerung	Mittelwert
Atm.-Druck	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit		
0,74	42	75	39	70	1,07	**1,09**
	20	100	17	90	1,11	
	12	105	15	95	1,10	
0,61	24	100	21	85	1,17	**1,15**
	20	120	19	105	1,14	
	16	110	18	95	1,15	
0,53	23	95	21	80	1,18	**1,18**
	24	80	20	65	1,23	
	38	75	43	65	1,15	
0,47	21	80	15	65	1,23	**1,22**
	29	90	23	75	1,20	
	30	80	25	65	1,23	
0,41	21	115	13	90	1,27	**1,28**
	21	125	22	100	1,25	
	20	125	28	95	1,32	
0,38	28	115	30	85	1,35	**1,32**
	20	90	16	70	1,29	
0,34	17	125	14	90	1,39	**1,39**
	26	100	28	70	1,42	
	29	90	22	65	1,38	
	24	95	20	70	1,36	
	20	100	17	70	1,42	
	29	135	39	95	1,42	
0,28	34	130	30	85	1,52	**1,51**
	20	120	20	80	1,50	
0,21	10	130	5	80	1,63	**1,60**
	23	110	20	70	1,57	
0,14	28	130	28	70	1,85	**1,80**
	37	145	31	80	1,81	
0,08	20	> 150	14	70	> 2,14	**2,20**[1]
	24	170	24	85	2,00	
	24	180	19	75	2,40	
	19	220	17	100	2,20	

1) Die Abweichungen der Zahlen der vier letzten Versuche voneinander überschreiten zwar die festgestellte Fehlergrenze, dies ist jedoch mit Hinsicht auf die starke Verdünnung zu gestatten. Der Mittelwert ist nur aus den drei letzten Quotienten berechnet. —

Nebenbei muß ich erwähnen, was mir bei der Beobachtung auffiel, daß, je stärker die Verdünnung der Luft ist, desto größer die individuellen Abweichungen in der Reaktionszeit der bei demselben Versuche benützten Exemplare sind.

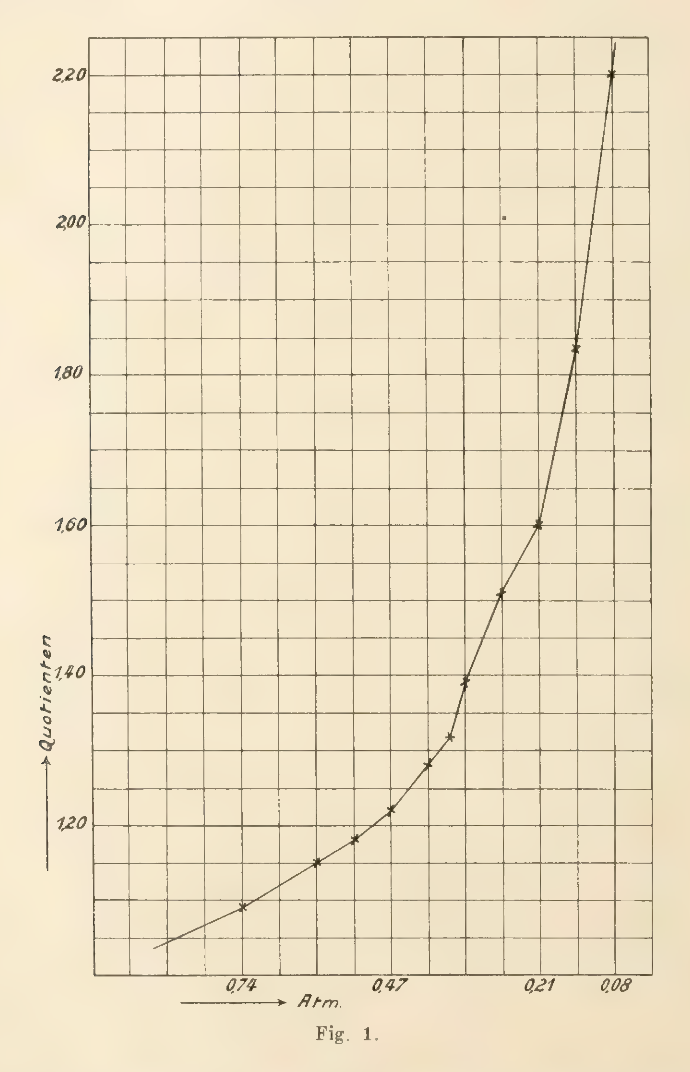


Fig. 1.

2. Derart wird die geotropische Reaktion, resp. Reaktionszeit durch die Luftverdünnung beeinflußt. Diese Reaktion ist jedoch das Ergebnis von Detailprozessen, von Phasen. Wie werden also die einzelnen Phasen durch die Luftverdünnung beeinflußt?

Ich untersuchte aus diesem Gesichtspunkte die sensorische und die motorische Phase, die duktorische jedoch nicht und zwar teils deshalb, da die Reizleitung nach Czapek[1]) im allgemeinen von denselben Faktoren und in derselben Weise abhängig ist, wie die Perzeption. Andernteils ist eine für unsere Zwecke geeignete Trennung der duktorischen Phase von den übrigen und eine gesonderte Untersuchung derselben auf experimentellem Wege nicht durchzuführen.

Zur Unterscheidung der sensorischen und motorischen Phase zitiere ich die Worte Fittings: „Die Erregung ist durch den Reizanlaß ausgelöste Änderung des Gleichgewichtszustandes im Plasma; die Reaktionsvorgänge umfassen alle diejenigen, durch die Erregung veranlaßten Veränderungen im Plasmakörper, die direkt auf die Hervorrufung der sichtbaren Reaktion hinarbeiten“[2]).

3. Der Einfluß der Luftverdünnung auf die sensorische Phase kann in einer Beschleunigung oder Verlangsamung der Perzeption bestehen. Als Maßstab für die Beschleunigung der Perzeption unter verschiedenen Bedingungen diente die Präsentationszeit.

Es läßt sich zwar nicht sagen, daß die Präsentationszeit einen absoluten Maßstab der Perzeptionsschnelligkeit darstelle, da die Steigerung der Perzeption und der Erregung länger anhält, als die Dauer der Präsentationszeit; dieselbe kann aber einen relativen vergleichenden Maßstab bilden, da im Falle die Perzeption — aus irgendeiner beliebigen Ursache — träger ist, eine Erregung, welche eine sichtbare Reaktion hervorzurufen imstande ist, eine um ebensoviel längere Zeit benötigt, mit anderen Worten, die Perzeptionsschnelligkeit steht mit der Präsentationszeit im umgekehrten Verhältnis[3]).

Eine derartige Anwendung der Präsentationszeit als Maßstab der sensorischen Phase steht nicht im Widerspruche zur Präsentationszeittheorie Fittings und auch nicht zu dem Zusammenhange, welcher nach demselben Forscher zwischen der Präsentationszeit, der Relaxationszeit und der Reaktionszeit besteht[4]) da die motorische Phase bei meinen Experimenten durch die Luftverdünnung nicht oder nur in sehr geringem Maße beeinflußt werden konnte (S. 18).

1) Czapek, 1898, a. a. O.

2) Fitting, a. a. O., Abschn. VIII.

3) Vgl. Jost, Vorl. über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1908, S. 522.

4) Fitting, a. a. O., Abschn. XII.

Zu bestimmen waren also die den verschiedenen Luftverdünnungen entsprechenden Reaktionszeiten.

Als Grundlage der Vergleichung bestimmte ich jedoch schon vorher die normale Präsentationszeit aus den folgenden Versuchsdaten (Tabelle III):

Tabelle III.

	Exposition in Min.	Zahl der Keimwurzeln	Beobachtung nach Min.	Beobachtung	Präsentationszeit in Min.
1	10	14	90	Es krümmen sich 7	< 7
			100	" " " 9	
			110	" " " 11	
2	8	12	60	Es krümmen sich 3	
			80	" " " 7	
3	7	14	90	Es krümmen sich 7	
			100	" " " 8	
			125	Rektipetalität	
4	7	18	120	Es krümmen sich 12	
5	5	13	75	Es krümmen sich 3	> 5
			105	Rektipetalität	
6	5	19	100	Es krümmen sich 9	
			115	" " " 10	
			150	Rektipetalität	
7	5	9	100	Es krümmen sich 3	
			120	" " " 4	
			140	Rektipetalität	
8	5	9	95	Es krümmen sich 3	
			105	" " " 4	
			—	Rektipetalität	
9	6	19	110	Es krümmen sich 7	6
			120	" " " 10	
10	6	19	110	Es krümmen sich 9	
			125	" " " 10	
			150	Rektipetalität	
11	6	21	120	Es krümmen sich 10	
			160	Rektipetalität	
12	6	8	100	Es krümmen sich 4	
			120	" " " 4	
			—	Rektipetalität	
13	6	16	105	Es krümmen sich 6	
			115	" " " 9	
			140	Rektipetalität	

Bei der Feststellung der Präsentationszeit bei Luftverdünnung wurden die Keimwurzeln, nachdem dieselben eine gewisse Zeitlang in Luft von gewisser Verdünnung in horizontaler Lage gehalten waren, auf den Klinostat überführt. Ich bestimmte — mit Ausnahme einiger zuerst ausgeführter Versuche — zugleich auch den Einfluß der Verlängerung der Präsentationszeit in verdünnter Luft auf die Reaktionszeit der bei normalem Luftdrucke eintretenden Krümmung, mit anderen Worten, welche Reaktionszeiten lassen sich bei Gelegenheit der Präsentationszeitbestimmungen beobachten? Deshalb führte ich auch in dieser Versuchsreihe beständig ver-

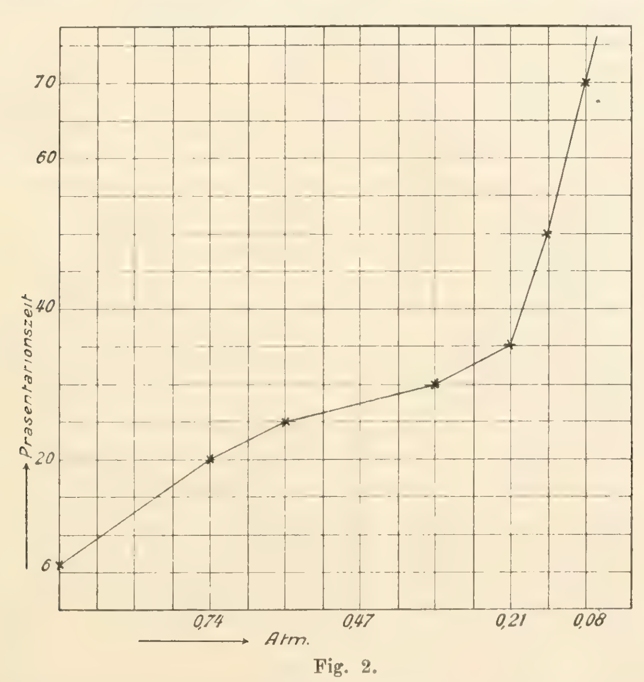


Fig. 2.

gleichende Reaktionszeitbestimmungen aus. Bei den Parallelversuchen verblieben die Wurzeln über die Präsentationszeit hinaus, bis zum Ende horizontal, in der Expositionslage, da dies bekanntlich auf die Reaktionszeit keinen Einfluß hat. Die Verlängerung der Reaktionszeit bei den in verdünnter Luft exponierten Exemplaren im Vergleich zu derjenigen der Parallelversuche ist in Kolonne III der Tabelle IV angeführt. Was sich aus den hier beobachteten Reaktionszeiten entziffern läßt, darauf komme ich später zurück.

Die Resultate der Versuche sind in Tabelle IV zusammengefaßt.

Auf Grund dieser Resultate läßt sich die Kurve der Präsentationszeit konstruieren (Fig. 2).

Tabelle IV.

Atm.-Druck	Versuch mit Luftverdünnung				Kontrollversuch		Verlängerung der Reaktionszeit	Präsentationszeit in Min.
	Zahl der Keimwurzeln	Exposition in Min.	Es krümmen sich:	Reaktionszeit in Min.	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit in Min.		
0,74	29	10	9	—[1]	—	—	—	20
	33	20	13	—[1]	28	75	-	
	17	23	9	105	17	90	15	
	22	15	8	—[1]	18	120		
	23	20	11	—[1]	17	105	—	
	12	20	7	130	11	110	20	
0,61	28	15	4	—[1]	—	—	—	25
	43	20	16	—[1]	42	90	—	
	29	20	11	—[1]	25	130	—	
	22	15	7	—[1]	14	100	—	
	30	25	16	155	36	140	15[2]	
	30	27	16	110	23	100	10	
	24	25	13	115	24	105	10[3]	
	16	25	9	95	13	85	10	
0,34	25	30	13	150	—	—	—	30
	38	25	8	—[1]	—	—	—	
	20	30	10	135	18	110	25	
	32	35	17	130	34	110	20	
	14	30	8	95	14	75	20	
	17	30	9	130	18	120	10	
	18	30	10	105	23	90	15	
0,21	34	35	17	135	—	—	—	35
	26	40	14	110	23	95	15	
	40	40	22	90	27	65	25	
	24	35	13	135	17	115	20	
	22	35	11	110	24	90	20	
0,14	17	45	5	—[1]	16	65	—	50
	27	45	10	—[1]	21	90	—	
	22	50	12	150	18	120	30	
	22	50	11	120	21	90	30	
0,08	14	60	4	—[1]	13	75	—	70
	21	70	11	125	15	85	40	
	18	70	10	135	27	95	40	

1) Die Exposition war zu kurz. 2) 17° C. 3) 16° C.

Die Präsentationszeit verlängert sich also in verdünnter Luft, bzw. die Perzeption wird träger und zwar auch schon bei schwacher Verdünnung (bei einem Drucke von 0,74 Atm.) ziemlich beträchtlich; die weitere, gesteigerte Verdünnung hat verhältnismäßig keine so starke Wirkung mehr bis etwa zu einem Drucke von 0,21 Atm.; sehr rasch sinkt aber die Sensibilität bei noch geringerem Drucke. Ersichtlich läßt sich — wie bei der Reaktionszeit — auch die Veränderung der Präsentationszeit nicht durch irgendeinen einfachen Zusammenhang definieren und auch die Schnelligkeit der Perzeption ist der Atmungsintensität nicht proportional. (Nach Czapek ist die von ihm sogenannte Impressibilität von der Temperatur in demselben Maße abhängig, wie die Atmung[1].)

Bei den Versuchen zur Bestimmung der Präsentationszeit beobachtete ich auch die Reaktionszeit; und aus diesen Angaben ist folgendes von allgemeinerer Gültigkeit bezüglich des Verhältnisses der sensorischen zur motorischen Phase zu ersehen.

Die Reaktionszeit verlängert sich nicht nur bei ständigem Aufenthalt der Keimwurzeln in verdünnter Luft, sondern — obwohl in geringerem Maße — auch dann, wenn sich die Keimwurzeln nur während der Präsentationszeit in verdünnter Luft und sodann bis zum Eintritt der Krümmung auf dem Klinostat in normaler Atmosphäre befinden. Diese Verlängerung der Reaktionszeit beobachtete ich bei der Bestimmung der Präsentationszeit in der bereits erwähnten Weise durch Parallelversuche; die diesbezüglichen Daten sind in Kolonne III der Tabelle IV angegeben.

Wenn die Sache so stände, daß die Reizung von Präsentationszeitdauer dazu nötig wäre, um die motorische Phase, die die Krümmung hervorrufenden Vorgänge einzuleiten: so müßte sich die Reaktion in diesen Fällen umsoviel verspäten, als die Dauer der verlängerten Präsentationszeit ausmacht. Aus den Daten läßt sich jedoch ersehen, daß die Verspätung bedeutend geringer ist. Z. B. bei einem Druck von 0,34 Atm. (bei diesen machte ich die meisten solcher Bestimmungen) beträgt die Präsentationszeit 30 Minuten, die in Rede stehende Reaktionsverspätung hingegen 15, 10, 20, 10, 15 Minuten.

Daß die Verlängerung der Reaktionszeit in diesen Fällen geringer ist, als die Präsentationszeit, das kann — da die motorische Phase die gleiche ist, wie unter normalen Umständen und durch

1) Czapek, a. a. O., 1898.

die Luftverdünnung nicht beeinflußt wird — keine andere Erklärung haben, als daß die motorische Phase noch vor Ablauf der Präsentationszeit beginnt. Sie beginnt, bevor die Erregung noch den zum Hervorrufen der Krümmung nötigen Grad erreicht hätte, aber natürlich, hält sie nicht bis zum Zustandekommen der Reaktion an, sondern erlischt vorher, falls der Reiz nicht von Präsentationszeitdauer war; dies folgt bereits aus der Definition der Präsentationszeit. Auf diese Weise schiebt sich also die motorische Phase in die sensorische hinein.

So muß es auch dann sein, wenn die Präsentationszeit nicht durch Luftverdünnung verlängert wird, also auch unter normalen Bedingungen, nur bleibt dann dieses Verhältnis verborgen. Die Erkennung desselben wird eben dadurch möglich, daß bei verlängerter Präsentationszeit die Reaktion im übrigen einen ganz normalen Verlauf nimmt. Übrigens ist es ganz nebensächlich, durch was diese Verlängerung der Präsentationszeit bewirkt wird, ob durch Luftverdünnung oder andere Faktoren. Und tatsächlich: dieselbe Beobachtung machte auch Fitting bei der Untersuchung des Einflusses der intermittierenden Reizung auf die Präsentationszeit. (Seine „Präsentationszeit bei intermittierender Reizung“ entspricht der Präsentationszeitverlängerung in unserem Falle[1]).)

Ebenso läßt sich die Ineinanderschiebung der Phasen auch aus den Versuchsangaben Bachs ersehen, in welchen dieser Forscher die (verlängerten) Präsentationszeiten bestimmte, welche geringeren Zentrifugalkräften als 1 g entsprechen[2]).

Daß also die Reizung zur Einleitung der motorischen Phase nicht notwendig von Präsentationszeitdauer sein muß, läßt sich sowohl mit Luftverdünnung, als auch mit Klinostat- und Zentrifugalversuchen nachweisen.

4. Nachdem der Einfluß der Luftverdünnung auf die Reaktionszeit und Präsentationszeit, also auf die sensorische Phase festgestellt ist, ergibt sich jetzt die Frage, welchen Einfluß kann die Luftverdünnung auf die Reaktionsfähigkeit haben, auf die Vorgänge, welche, durch die Erregung eingeleitet, die sichtbare Reaktion hervorrufen, mit einem Worte, auf die motorische Phase[3]).

---

1) Fitting, a. a. O., Abschn. XI.

2) Bach, a. a. O., Die diesbezüglichen Versuchsdaten siehe S. 29, 31, 32 des Separatabdruckes.

3) Vgl. Pfeffer, a. a. O., Bd. II, S. 623.

Oben habe ich die Zahlen mitgeteilt, welche sich darauf beziehen, in welchem Maße sich die Präsentationszeit bei Luftverdünnung verlängert und um wieviel die Reaktionszeit länger wird, als unter normalen Bedingungen. Werden daraus die sich auf denselben Atmosphärendruck beziehenden Werte ausgesucht und verglichen, z. B.: unter einem Druck von 0,21 Atm. verlängert sich:

1. Die Reaktionszeit um 50—70 Minuten,
2. Die Präsentationszeit um 35 Minuten;

so geht deutlich hervor, daß sich die Reaktion (bei beständigem Aufenthalt in verdünnter Luft!) stets mehr verlängert, als die Präsentationszeit. Die Ursache der Reaktionsverspätung kann demnach nicht die Verlängerung der sensorischen Phase allein sein; auch die motorische Phase muß sich sehr verlangsamen.

Ebenfalls aus den bisherigen Versuchen läßt sich dies auch noch auf eine andere Weise herauslesen. Nach den im vorhergehenden Kapitel Gesagten beginnt die motorische Phase nicht erst nach Ablauf der Präsentationszeit, sondern bereits vorher, kurz nach Beginn der Reizung. Daraus folgt aber, daß, wenn bei der Luftverdünnung die motorischen Vorgänge sich nicht verlangsamen würden, die Verlängerung der Präsentationszeit allein keine so starke Verspätung der Reaktion bewirken könnte. Die Reaktion verspätet sich jedoch bei Luftverdünnung; infolgedessen muß sich auch die motorische Phase verlängern. Die Verlängerung der motorischen Phase ist natürlich etwas geringer, als die Reaktionsverspätung.

Diese auf zweierlei Weise abgeleitete theoretische Voraussetzung muß sich auch durch Experimente bestätigen lassen. Hierzu genügen bereits einige, selbstverständlich ebenfalls nach der vergleichenden Methode ausgeführten Versuche. Und zwar um auf die Beeinflussung der motorischen Phase schließen zu können, ist es notwendig, daß die Exponierung bei jedem der beiden parallelen Versuche unter denselben Bedingungen geschehe, ob in normaler Atmosphäre, oder in solcher von geringem Drucke; die motorische Phase hingegen muß bei dem einen in verdünnter, bei dem anderen in normaler Atmosphäre eintreten. So läßt sich erreichen, daß verschiedene Außenverhältnisse nur auf die motorische Phase fallen, die Reaktionsabweichungen also — denn wir bestimmen ja unmittelbar die Reaktionszeit — den Abweichungen der motorischen Phase zuzuschreiben sein können.

Zwei Methoden sind für diesen Zweck geeignet. Die eine Methode: Nach Exponierung unter normalen Verhältnissen gelangt

der eine Teil des Versuchsmaterials in verdünnte Luft, der andere verbleibt auch weiter in gewöhnlicher Luft. Tabelle V.

Tabelle V.

Versuch mit Luftverdünnung				Kontrollversuch unter normal. Drucke		Verlängerung der motor. Phase in Min.
Zahl der Keimwurzeln	Unter normal. Drucke während . . . Min.	Sodann unter . . . Atm. Druck	Reaktionszeit	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	
19	13	**0,34**	95	21	80	**15**
17	15	**0,28**	110	15	75	**35**
39	15	**0,28**	80	18	60	**20**
22	14	**0,21**	85	19	60	**25** 23° C
20	14	**0,14**	130	20	85	**45**

Die andere Methode: der eine Teil des Vergleichungsmaterials gelangt nach Exponierung von entsprechender Präsentationszeitdauer bei verdünnter Luft auf den Klinostat; der andere Teil verbleibt beständig in ebenso verdünnter Luft in horizontaler Lage. Neben diesen führte ich noch einen dritten parallelen Vergleichungsversuch aus, indem ich die normale Reaktionszeit — bei beständig horizontaler Lage — bestimmte. Die Resultate der Versuche s. Tabelle VI.

Tabelle VI.

Versuch					Kontrollversuch I			Kontrollversuch II		Verlängerung der motor. Phase
Exposition		Sodann unter normalem Drucke auf dem Klinostat	Zahl der Keimwurzeln	Reaktionszeit	Bei Luftverdünnung während des ganzen Versuches			Unter norm. Drucke während des ganz. Versuches		
Zeitdauer in Min.	Atm. Druck				Atm. Druck	Zahl der Keimwurz.	Reaktions-zeit	Zahl der Keimwurz.	Reaktions-zeit	
23	**0,74**		14	105	0,74	12	105	15	95	**0** 23° C
25	**0,47**		15	105	0,47	11	115	11	95	**10** 23° C
30	**0,34**		19	75	0,34	13	90	8	65	**15**

Hieraus ist ersichtlich, daß eine schwächere Luftverdünnung keinen Einfluß auf die motorische Phase ausübt, eine stärkere jedoch dieselbe verlangsamt.

Die Verlängerung der Reaktionszeit ist als Gesamtresultat der Verlängerung der sensorischen und der motorischen Phase und der Ineinanderschiebung der Phasen zu betrachten.

Die motorische Phase wird größtenteils — vielleicht sogar ausschließlich — jedenfalls durch Wachstumserscheinungen gebildet. Es ist daher naheliegend, zwischen dem Einflusse der Luftverdünnung auf das Wachstum und auf die motorische Phase einen Zusammenhang zu suchen. Die bisherigen Untersuchungen[1]) jedoch, welche sich mit dem Einflusse der Luftverdünnung auf das Wachstum befassen, ergaben kein solches Resultat, welches auch im gegenwärtigen Falle, nämlich auch für Keimwurzeln unbedingt gültig wäre. Es läßt sich also nicht sagen, ob ein enger Zusammenhang zwischen dem Einflusse der Luftverdünnung auf das Wachstum und auf die motorische Phase besteht oder nicht.

In bezug auf das in einem vorhergehenden Teile über die Präsentationszeiten bei Luftverdünnung Festgestellte muß ich noch eine einschränkende Bemerkung machen. In jenen Versuchen gelangten die Keimwurzeln nämlich nach Exponierung in verdünnter Luft auf den Klinostat; die Luftverdünnung übte daher — nach Ablauf der Präsentationszeit — keinen Einfluß mehr auf dieselben aus. Wenn jedoch die Luftverdünnung auch über die Exponierung von Präsentationszeitdauer hinaus anhält — wie dies bei den Versuchen zur Bestimmung der Reaktionszeit der Fall war — so muß nach dem vorher Gesagten auch die motorische Phase sich verlangsamen, was die Verlängerung der Reaktionszeit nach sich zieht. Aus der Präsentationszeittheorie Fittings jedoch, aus dem Zusammenhange, welcher nach ihm zwischen der Präsentationszeit, Reaktionszeit und Relaxationszeit besteht, folgt, daß wenn sich die Reaktionszeit verlängert, auch die Präsentationszeit oder das Relaxationsverhältnis (oder beide) eine Änderung erleiden muß, da sonst, anstatt daß die Reaktion später eintreten würde, dieselbe überhaupt nicht eintritt. Welche der beiden Änderungen in der Wirklichkeit tatsächlich eintritt, ist unbekannt; theoretisch jedoch sind beide möglich. Aus unserem Gesichtspunkte aber ist die erste Möglichkeit beachtenswert, nach welcher in dem Falle, wenn die Luftverdünnung auch nach Ablauf der Präsentationszeit noch lange einwirkt, die Präsentationszeit eine andere sein kann, als die, welche ich bei meinen Versuchen beobachtete.

---

1) Wieler, a. a. O. — Jaccard, Revue générale de botanique, Tom. V, 1893. — Schaible, Beitr. z. wiss. Bot., Bd. IV, 1901. — Pfeffer, a. a. O., Bd. II, S. 132. — Ferner: Bert, Compt. rend. 1873, Tom. 76, p. 1493 — Boehm, Sitzungsber. Akad. Wien, Bd. LXVIII, 1873, S. 132—141.

IV. Resultate.

Die Resultate meiner Untersuchungen lassen sich demnach im folgenden zusammenfassen:

1. In verdünnter Luft verlängert sich die geotropische Reaktionszeit. Der Zusammenhang der Druckverminderung und der Reaktionszeitverlängerung ist in dem I. Graphikon dargestellt.

2. Diese Wirkung steht weder mit der Druckverminderung, noch mit der Atmungsintensität in einfach proportionalem Zusammenhange.

3. Die sensorische Phase (der Maßstab der Schnelligkeit derselben ist die Präsentationszeit) verlangsamt sich bei Luftverdünnung. Der Zusammenhang der Druckverminderung und der Präsentationszeitverlängerung ist in dem II. Graphikon dargestellt.

4. Auch diese Wirkung steht weder mit der Druckverminderung, noch mit der Atmungsintensität in einfach proportionalem Zusammenhange.

5. Auch die Verlangsamung der sensorischen Phase allein bedingt eine gewisse Verlängerung der Reaktionszeit. Aus den diesbezüglichen Zahlen ist zu ersehen, daß die motorische Phase nicht erst bei Ablauf der Präsentationszeit eintritt, sondern bedeutend früher. (Ineinanderschiebung der Phasen.)

6. Eine stärkere Luftverdünnung verlängert die motorische Phase.

7. Die Verlängerung der Reaktionszeit ist als Gesamtresultat der Verlängerung der sensorischen und der motorischen Phase und der Ineinanderschiebung der Phasen zu betrachten.

8. Es ist theoretisch möglich, daß in dem Falle, wenn die Luftverdünnung auch während der Dauer der motorischen Phase einwirkt, die Präsentationszeit eine andere sein kann, als die, welche ich bei meinen Versuchen beobachtete.

Budapest, Botanisches Institut der Universität, im März 1911.

Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen.

Von

Friedrich Warncke.

Mit 15 Textfiguren.

Wie zahlreiche Untersuchungen ergeben haben, weisen mit Ausnahme der Wurzeln wohl alle Organe der höheren Pflanzen Spaltöffnungen auf, so neben den grünen assimilierenden Teilen auch farblose Organe von Parasiten, ferner Blumenblätter und sogar unterirdische Rhizome und untergetauchte Pflanzenteile. Während man jedoch zunächst der Ansicht war, daß sich die Spaltöffnungen ein und derselben Pflanze im Bau gleichen, begnügte man sich im allgemeinen mit Angaben über das Vorkommen derselben auf den einzelnen Organen oder stellte höchstens Vergleiche über deren Zahl und Größenverhältnisse an. Dann erst, als man die Spaltöffnungen der einzelnen Organe genauer untersuchte und miteinander verglich, zeigte sich, daß durchaus nicht immer eine Übereinstimmung vorliegt. Jedoch sind die Angaben über die Unterschiede an den verschiedensten Teilen der Pflanzen bisher nur vereinzelter Art. So beschrieb 1877 D'Arboumont in seiner Arbeit: „Observations sur les stomates et les lenticelles du *Cissus quadrifolia*" drei Arten, die er nebeneinander fand. In der Abhandlung: „Über die Spaltöffnungen der Gattung *Euphorbia*" von H. C. Dommel aus dem Jahre 1910 werden die beiden Arten, die sich auf den Stengeln und Blättern dieser Pflanzen finden, genauer behandelt. Zusammenhängend untersucht dann P. D. Buck in seiner Arbeit: „Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Durchlüftungssystems" vom Jahre 1902 die Unterschiede zwischen den Spaltöffnungen der beiden Blattseiten, zwischen denen der Blätter und Stengel und beschreibt sodann in einem anderen Kapitel die Spaltöffnungen des Rhizoms von *Convallaria maialis* und *Polygonatum multiflorum*, die wiederum von den übrigen der gleichen Pflanzen abweichen. Bedeutendere

Unterschiede zeigt ferner O. Porsch in seinem Werke: „Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie“ vom Jahre 1905 zwischen den Spaltöffnungen der Keimblätter, Primärblätter, Phyllodien und anderer Organe einiger Pflanzen. Auf derartige Unterschiede wird sodann auch von G. Haberlandt in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie hingewiesen.

Anschließend an die Untersuchungen von P. D. Buck über die Spaltöffnungen des Rhizoms von *Convallaria maialis* und *Polygonatum multiflorum*, die zeigten, daß sich hier an diesen Teilen der Pflanzen, die in mancher Beziehung anderen Verhältnissen ausgesetzt sind als die anderen Organe, auch die Spaltöffnungen von den übrigen unterscheiden, suchte ich zunächst durch die Untersuchung einer größeren Anzahl von Rhizomen zu ermitteln, nach welchen Richtungen hin sich die Unterschiede der Spaltöffnungen zwischen dem Rhizom und den übrigen Organen auszubilden pflegen. Weiterhin sah ich mich veranlaßt, meine Untersuchungen auf andere Teile der Pflanzen auszudehnen, die insofern mit den Rhizomen eine gewisse Ähnlichkeit zeigen, als sie ebenfalls der unmittelbaren Berührung mit der Luft entzogen sind und in bezug auf Feuchtigkeit, Transpiration und Gasaustausch anderen Verhältnissen unterliegen als jene Organe, die dem Luftstrom völlig ausgesetzt sind. Als derartig verdeckte Teile kamen vor allen Dingen die Innenseiten der Blattscheiden in Betracht. Ein Vergleich zwischen den Spaltöffnungen dieser Teile mit jenen der übrigen Organe sollte mir nach Möglichkeit Aufschluß über einige biologisch-anatomische Fragen geben, ob etwa hier in der Scheide oder am Rhizom Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration, die wir an den frei der Luft ausgesetzten Organen finden, eine Herabsetzung erfahren haben oder gar verstärkt sind, ob hier Anpassungsmerkmale in erster Linie die Form und Lage der Spaltöffnungen bestimmt haben und dadurch etwa neue Typen zur Ausbildung gelangt sind, oder andere Faktoren formbestimmend wirkten.

Da sich nun aber selbst die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane voneinander unterscheiden, so mußte noch die Frage eingehender berücksichtigt werden, mit welchen Spaltöffnungen man diejenigen des Rhizoms und der Scheideninnenseite in Parallele setzen darf. So habe ich denn zunächst im speziellen Teil meine Untersuchungen in gleicher Weise noch auf beide Blattseiten, Stengel, Scheidenaußenseiten und Niederblätter ausgedehnt, um mir so zunächst ein Bild von der Vielgestaltigkeit der Spaltöffnungen

zu verschaffen und daraus durch Vergleiche die allgemeinen Resultate für die Beantwortung der Hauptfragen zu gewinnen.

A. Spezieller Teil.

Für die anatomischen Untersuchungen kamen neben den Flächenbildern in erster Linie Querschnitte in Betracht. In einigen Fällen, wo mir die Funktionsfähigkeit von Spaltöffnungen fraglich erschien, prüfte ich sie durch abwechselnde Behandlung mit Glyzerin und Wasser. Auf diesen Punkt war nämlich besonders Rücksicht zu nehmen, da P. D. Buck bereits gefunden hatte, daß die Spaltöffnungen auf dem Rhizom bisweilen bewegungsunfähig oder durch Verstopfung gar völlig funktionslos sein können.

In der Bezeichnung der einzelnen Teile des Spaltöffnungsapparates habe ich mich im allgemeinen nach G. Haberlandt gerichtet. So werden diejenigen Wände der Schließzellen, die der Spalte zugekehrt sind, Bauchwände und die gegenüber liegenden Rückenwände genannt. Die Außenwände liegen nach außen, die Innenwände der Atemhöhle zu. Äußere und innere Leisten, die im Querschnitt als Hörnchen erscheinen, schließen den Vor- und Hinterhof, welche durch die Zentralspalte voneinander getrennt sind. Äußere und innere Gelenke erhöhen bisweilen die Bewegungsfähigkeit der Schließzellen.

Für die Reihenfolge der Pflanzen waren nicht systematische, sondern allein Zweckmäßigkeitsgründe maßgebend, um durch Zusammenstellung von Pflanzen mit ähnlichen Befunden die Darstellung zu vereinfachen.

1. *Oxalis tetraphylla.*

Betrachten wir zunächst die Spaltöffnungen der Laubblätter (Fig. 1 A), die wir nur auf deren Unterseite antreffen, so finden wir sie in den äußerst dünnwandigen und großen Zellen der Epidermis tief eingesenkt, etwa um das Ein- bis Zweifache der Höhe der mittelgroßen Schließzellen. Diese sind mit den Nachbarzellen, die nicht den Charakter besonderer Nebenzellen tragen, nicht durch Gelenke verbunden, sondern erscheinen diesen etwa in der Ausdehnung ihrer halben Höhe angewachsen. Im Querschnitt haben sie mit Unterbrechung durch die spitzen, kleinen äußeren Hörnchen, durch die ein Vorhof gebildet wird, die Gestalt eines Kreises. Ihre Wände sind überall gleich stark, etwa doppelt so dick als die

der übrigen Epidermiszellen; nur an der Zentralspalte sind sie sehr dünn. Der ganze Typus erinnert an die Form der Spaltöffnungen auf Mooskapseln, wie sie G. Haberlandt z. B. für *Mnium cuspidatum* abbildet.

Vergleichen wir hiermit die Spaltöffnungen des Blattstiels (Fig. 1 B), so bietet sich uns ein ganz anderes Bild. Hier sind die Schließzellen fast doppelt so groß wie am Laubblatt und liegen in der Höhe der Epidermis. Auch sind sie mit den charakteristisch ausgebildeten Nebenzellen durch typische äußere und innere Gelenke verbunden, so daß hier also ein ganz anderer Funktionstypus vorliegen muß. Die Form ist nicht die eines Kreises, sondern die eines Rechtecks, dessen Höhe stärker entwickelt ist als die Breite; die Vorwölbung der Bauchwand an der Zentralspalte ist minimal. Die ziemlich

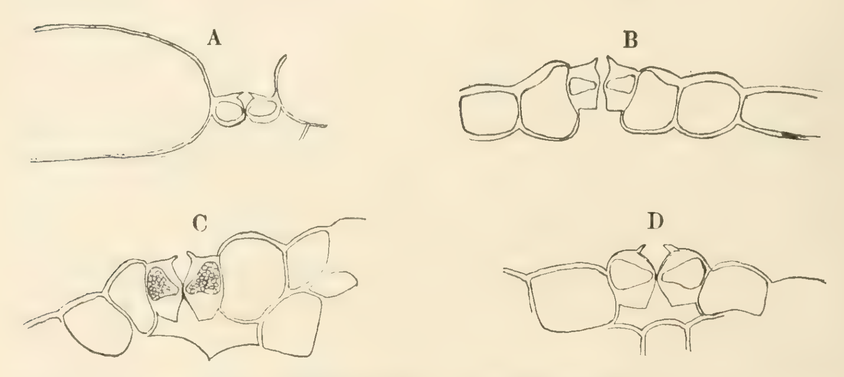


Fig. 1. Spaltöffnungen von *Oxalis tetraphylla*.
A Auf der Unterseite der Laubblätter. B Auf dem Blattstiel. C Auf dem Rhizom. D Auf der Innenseite der Zwiebelschuppen.

gut entwickelten äußeren Hörnchen sind in einem Winkel von etwa 45° aufgerichtet. Die Außen- und Innenwände der Schließzellen sind außerordentlich stark verdickt. Dünn bleibt somit nur eine kleine Stelle der Bauchwand an der Zentralspalte und der gegenüberliegende Teil der Rückenwand in einer etwa doppelt so großen Ausdehnung. — Auch die Außenwand der übrigen Epidermis ist bedeutend stärker als die des Laubblattes.

Mit den Spaltöffnungen des Blattstiels haben diejenigen des Rhizoms (Fig. 1 C), die in verhältnismäßig großer Zahl vorhanden sind, eine gewisse Ähnlichkeit. Wir haben es hier im Prinzip mit demselben Typus zu tun. Auch hier liegen sie in gleicher Höhe mit der Epidermis; nur ist ihre Größe noch beträchtlicher als am

Stiel. Ferner sind wie die Außenwände der Epidermis schlechthin auch die der Schließzellen zarter. Dagegen sind die Innenwände relativ dicker und springen keilförmig in die Atemhöhle vor. Vor- und Hinterhof sind etwas breiter.

Auch auf den Schuppen der Zwiebeln, die sich am Ende der Rhizome finden, sind Spaltöffnungen vorhanden und zwar auf beiden Seiten. Auf der Außenseite ist die Anzahl derselben auf allen Zwiebelschuppen etwa gleich. Anders verhält sich die Innenseite; gehen wir von den dünnen äußeren Niederblättern zu den inneren, stark mit Reservestärke gefüllten Schuppen über, so zeigt sich deutlich eine Abnahme der Zahl, so daß sie bei den innersten nur ganz vereinzelt vorkommen. Betrachten wir nun die Spaltöffnungen der beiden Seiten im Querschnitt, so zeigt sich, daß sie nicht denen der Laubblattspreite, sondern vielmehr denen des anderen Typus ähnlich sind. Die Form der Spaltöffnungen der Außenseite entspricht der des Rhizoms, während bei denen der Innenseite (Fig. 1 D) das Verhältnis von Höhe zur Breite derartig verschoben ist, daß sie hier etwa so breit wie hoch sind. Was die Stärke der Wände betrifft, so halten sie auf beiden Seiten etwa die Mitte ein zwischen denen des Stiels und denen des Rhizoms. Sie sind stark cutinisiert, wie es besonders die Hörnchen zeigen. Während aber am Stiel und Rhizom die Außenwand der Schließzellen gerade ist, so erweist sie sich hier vorgewölbt, so daß die Schließzellen nicht in gleicher Ebene mit der Epidermis liegen, sondern etwas emporgehoben erscheinen. Während nun auf der Innenseite nur die Schließzellen selbst etwas hervortreten, so zeigen auf der Außenseite neben diesen auch die angrenzenden Zellen noch die Tendenz, sich vorzuwölben. Dennoch liegen sie dort, im Gegensatz zur Innenseite, nicht höher als die Gesamtepidermis, da sie alle in Längsfurchen angeordnet sind und so der Unterschied wieder ausgeglichen wird. — Während die äußeren häutigen Schuppen, die auf beiden Seiten reichlich Spaltöffnungen aufweisen, nur solche besitzen, die funktionstüchtig sind, tritt bei den weiter nach innen gelegenen Zwiebelschuppen mit der Abnahme der Zahl der Spaltöffnungen auf der Innenseite teilweise auch eine Beschränkung der Funktionsfähigkeit auf beiden Seiten ein. Neben Spaltöffnungen, welche den Vorhof mit wachsartigen Einlagerungen verstopft zeigen, wie es für andere Fälle bereits bekannt ist, treten selbst solche auf, welche ihre ganze Atemhöhle, die ziemlich reduziert ist, mit dieser Substanz angefüllt haben.

2. *Tussilago Farfara.*

Vergleichen wir die Spaltöffnungen der Unter- und Oberseite der Laubblätter miteinander, so finden wir der Form nach eine große Ähnlichkeit. Die äußeren Hörnchen der Schließzellen sind ziemlich stark entwickelt und bilden einen typischen Vorhof; zur Zentralspalte hin wölbt sich dann die Bauchwand ein wenig vor, um dann zur Innenwand hin wieder entsprechend abzufallen, ohne hier innere Hörnchen auszubilden. Die Wände der Schließzellen sind verhältnismäßig fein, wenn auch stärker als die der übrigen Epidermis, die äußerst zart sind. Dies gilt besonders für die Außen- und Innenwände. Die Atemhöhle ist stets gut ausgebildet, be-

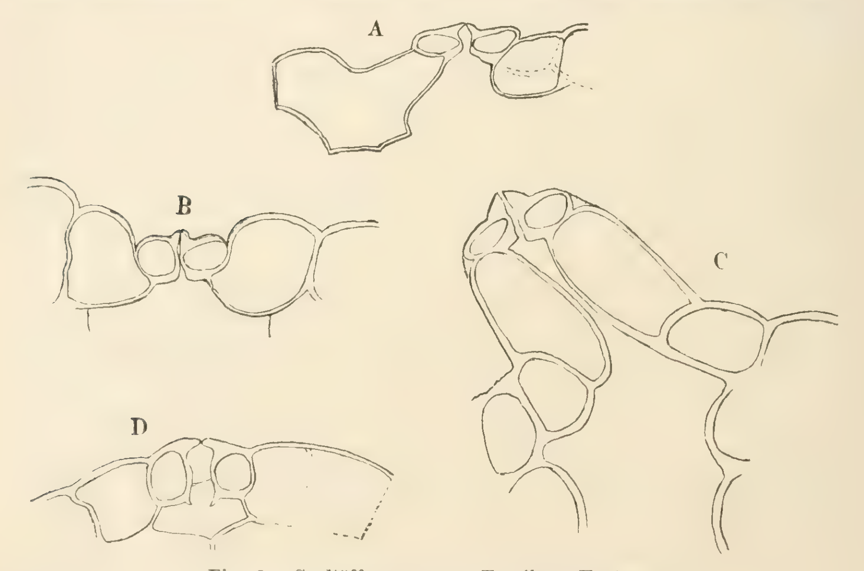


Fig. 2. Spaltöffnungen von *Tussilago Farfara.*
A Auf der Unterseite, B auf der Oberseite der Blätter. C Auf dem Blattstiel. D Auf dem Rhizom.

sonders an der Unterseite, wo das Gewebe äußerst locker ist. In der Lage der Spaltöffnungen besteht jedoch ein Unterschied zwischen Unter- und Oberseite. Denn diejenigen der stärker behaarten Unterseite (Fig. 2 A) sind etwas hervorgewölbt, während die der Oberseite (Fig. 2 B) etwa um ihre halbe Höhe eingesenkt liegen.

Auf dem Blattstiele liegen die Spaltöffnungen in einzelnen Reihen und zwar auf der abgeflachten Oberseite und den benachbarten Flankenteilen. Schon im Flächenbilde kann man verschiedene Arten erkennen, kleinere, die tiefer, und größere, die höher zu

liegen pflegen. Im Querschnitt zeigt sich im allgemeinen der Typus, den wir auf der Spreite kennen gelernt haben. Nur sind hier die Spaltöffnungen größer. Und wie die Wände der ganzen Epidermis schlechthin, so sind auch die der Schließzellen, besonders die Innen- und Außenwände und mit diesen die äußeren Hörnchen stärker entwickelt. Wie man schon im Flächenbilde sehen kann, liegen die Spaltöffnungen teilweise in gleicher Höhe mit der Epidermis. Häufiger finden wir sie jedoch sehr stark, etwa um das Zwei- bis Dreifache der Epidermishöhe emporgehoben, indem die langgestreckten Nebenzellen sich in Gestalt einer zylindrischen Papille senkrecht zur Oberfläche aufgerichtet haben (Fig. 2 C). Die Atemhöhle ist gut ausgebildet.

Vergleichen wir nun mit diesen Spaltöffnungen die des Rhizoms (Fig. 2 D), so finden wir hier ein ganz anderes Bild. Hier sind beide Hörnchen derartig stark entwickelt und so gestellt, daß sie häufig selbst bei noch weit geöffneter Zentralspalte schon einen Verschluß bewirken. Die Dicke der Schließzellwände ist durchschnittlich die gleiche wie am Blattstiel. Die Spaltöffnungen liegen mit der Epidermis in gleicher Höhe oder überragen sie um eine Spur. Ein weiterer großer Unterschied besteht ferner noch darin, daß die Atemhöhle hier außerordentlich klein ist; gleichzeitig finden wir bisweilen braune Einlagerungen zwischen den Schließzellen, die deren normale Funktionsweise unmöglich machen.

3. *Petasites niveus.*

Die Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Laubblätter zeigen große Ähnlichkeit miteinander. Der Vorhof, dessen Hörnchen gut ausgebildet sind, ist ziemlich geräumig. Die Zentralspalte liegt ziemlich tief, und unter ihr wird noch ein sehr kleiner Hinterhof ausgebildet. Innen- und Außenwände der Schließzellen sind gerade und laufen parallel zueinander. Die Atemhöhle ist stark entwickelt. Die einzigen Unterschiede, die zwischen der stark behaarten Unterseite und der wenig behaarten Oberseite festzustellen sind, bestehen darin, daß die Schließzellen auf der letzteren gewöhnlich etwas größer und tiefer eingesenkt sind.

Am Stiel finden wir nebeneinander zwei Typen. Der eine, allgemeinere (Fig. 3 A) entspricht in Form und Lage völlig dem der Blattoberseite. Beim anderen sind die Hörnchen des Vorhofes viel größer. Dagegen fehlen Innenhof und innere Hörnchen völlig. Auch die Atemhöhle ist nur klein. Die Schließzellen liegen nicht

wie beim ersten Typus eingesenkt, sondern in der Höhe der Epidermis, ragen sogar mit den Hörnchen des Vorhofes eventuell ein wenig hervor.

A B

Fig. 3. Spaltöffnungen von *Petasites niveus*.
A Auf dem Blattstiel. B Auf dem Rhizom.

Betrachten wir nun die Spaltöffnungen des Rhizoms (Fig. 3 B), so finden wir das gleiche Bild wie an jenem von *Tussilago Farfara*; von diesem sowie von den bisher von *Petasites niveus* beschriebenen unterscheidet es sich dadurch, daß sich der ganze Spaltöffnungsapparat fast halbkugelförmig hervorwölbt.

4. *Petasites officinalis* [1]).

Die Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Laubblätter stimmen im wesentlichen miteinander überein. Alle Wände der Schließzellen sind sehr zart, kaum stärker als die der übrigen Epidermiszellen. Die allein vorhandenen gut entwickelten äußeren Hörnchen sind stark aufgerichtet. Sie allein bewirken den Verschluß der Spalte, indem sie sich mit ihren Innenflächen in beträchtlicher Ausdehnung aneinanderlegen. Die Schließzellen ragen etwas hervor; im Zusammenhang damit steht es auch, daß die Rückenwände zur Atemhöhle zu stark konvergieren.

Am Blattstiel finden wir eine eigenartige Mannigfaltigkeit in der Anordnung und Lage der Spaltöffnungen. Oben liegen sie vereinzelt, meist sehr stark hervorgehoben auf der Spitze hoher zylindrischer Papillen, wie wir es schon am Stiel von *Tussilago Farfara* sahen. Weiter nach unten finden wir sie dagegen in Gruppen zu mehreren in die Epidermis halbkugelförmiger Auswüchse eingelagert, die aus außergewöhnlich lockerem Gewebe bestehen und schon mit bloßem Auge als rote Punkte zu erkennen sind.

Interessant ist nun das weitere Schicksal dieser Warzen. Ihre ganze Epidermis mit den Schließzellen wird abgeworfen und es

---

1) Die Pflanzen standen sehr feucht am Rande eines Teiches, so daß sie teilweise vom Wasser umspült wurden.

tritt nunmehr ein Durchlüftungsorgan zutage, das von den typischen Lenticellen nur dadurch abweicht, daß die meristematische Verjüngungsschicht, die seitlich ringsum im Phellogen ihre Fortsetzung findet, hier fehlt (Fig. 4 A). Das Gewebe selbst besteht aus stark abgerundeten lockeren Zellen, die sich nach außen hin loslösen, und erhält so eine große Ähnlichkeit mit den von G. Haberlandt erwähnten Pneumathoden der Luftwurzeln gewisser Palmen, mit

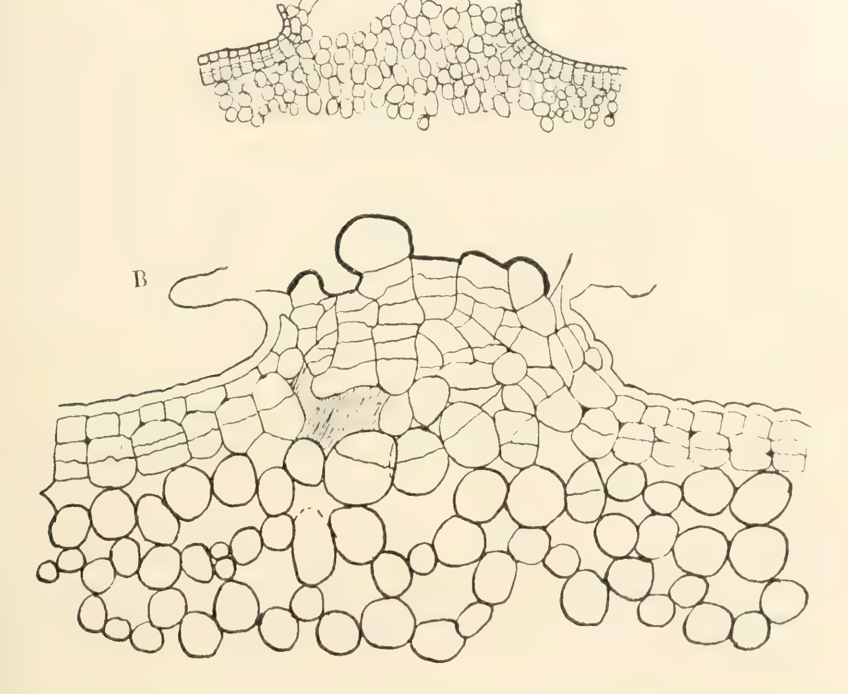


Fig. 4. Veränderungen der Gewebeschichten unterhalb der bereits abgeworfenen Spaltöffnungen bei *Petasites officinalis*. A Am Blattstiel. B Am Rhizom.

denen sie ja auch in ihrer biologischer Bedeutung übereinstimmen. Wie jene sind auch sie, besonders bei Exemplaren, die oft vom Wasser umspült sind, als große schneeweiße, lockere Massen schon mit bloßem Auge zu erkennen.

Abgesehen von der Wandstärke der Schließzellen, die überall minimal ist, weisen die Spaltöffnungen des Stiels doch auch im Bau Verschiedenheiten auf. Die vereinzelt liegenden bilden starke äußere

Hörnchen, die im stumpfen Winkel gegeneinander gerichtet sind. Die Bauchwände, die an der Zentralspalte kaum eine Wölbung zeigen, sind fast gerade und verlaufen in ihrer Hauptrichtung parallel zueinander. Innen schließen sich dann mit Ausbildung kleiner innerer Hörnchen die Innenwände im rechten Winkel an. — Eine andere Form zeigen die Spaltöffnungen, welche gemeinsam auf den großen Warzen liegen. Sie kommen, wie schon gesagt wurde, am unteren Teil des Stiels vor, der stets von sehr feuchter Luft umgeben ist. Hier sind die Hörnchen des Vorhofes spitz, fein und im gestreckten Winkel gegeneinander gerichtet, stehen aber dennoch weit voneinander ab. Die Bauchwände weichen dann noch viel weiter auseinander, so daß ein Verschluß der Zentralspalte und der Spaltöffnung überhaupt ausgeschlossen erscheint. Die inneren Hörnchen sind nur ganz winzig als kleine Spitzen angedeutet.

Während alle Spaltöffnungen des Stiels, wie wir soeben gesehen haben, weit emporgehoben sind, liegen die der Innenseite der kurzen Scheide ungefähr in gleicher Höhe mit der Epidermis. In ihrer Form stimmen sie mit denen des oberen Blattstiels überein; nur ihre Anheftungsweise an die Nebenzellen gleicht wegen der andersartigen Lage derjenigen der Blattspreite. Die Atemhöhle ist hier wie in allen bisher besprochenen Fällen gut ausgebildet.

Am Rhizom finden wir Spaltöffnungen nur an den allerjüngsten Teilen, doch selbst hier nur in den seltensten Fällen normal gebaut. Viel häufiger, ja fast stets findet man solche, die mehr oder weniger funktionslos sind. Sie liegen auf der Spitze von Warzen, welche die Epidermis überragen. Doch ist der Porus gewöhnlich dadurch verschlossen, daß keine Atemhöhle vorhanden ist und an ihrer Stelle eine Zelle unmittelbar an die Schließzellen grenzt und dadurch den Spalt verstopft, in den sie in manchen Fällen sogar hineinwächst. — Ein ähnliches Verhalten finden wir nach G. Haberlandt für krankhafte Zustände auch an anderen Pflanzenteilen. — Die Schließzellen weisen kleine, spitze äußere Hörnchen auf, sind im übrigen aber durch die hineinwachsende Verschlußzelle sehr verschieden deformiert. Auch habe ich einen Fall ganz unregelmäßig gebildeter, scheinbar mit ihren Vorhofsleisten verwachsener Schließzellen beobachtet.

An älteren Rhizomen sind die Schließzellen gewöhnlich abgeworfen. Zurück bleibt nur der aus den benachbarten Epidermiszellen gebildete Kegel, dessen kraterförmige Öffnung nicht selten durch eine Verschlußzelle in derselben Weise wie die jüngeren

Stadien verschlossen erscheint. — Übrigens finden wir an diesen Teilen des Rhizoms bisweilen auch andere Epidermiszellen abgestorben. Dieses hat insofern einen eigenartigen Regenerationsvorgang zufolge, als hier kein Wundgewebe gebildet wird, sondern alle der Wunde zugekehrten Wände in gleicher Weise wie die äußeren Epidermiswände stark verdickt werden. Bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure tritt Rotfärbung ein. — An noch älteren Teilen des Rhizoms nehmen die Kegel, welche die Spaltöffnungen abgeworfen haben, einen immer größeren Umfang an, bis sie endlich einen größeren Teil der Epidermis absprengen und dann äußerlich den vorhin erwähnten pneumathodenähnlichen Gebilden des Blattstiels gleichen. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß wir es hier mit einem ganz anderen Gewebe zu tun haben. Denn hier finden wir kein lockeres Füllgewebe von abgerundeten Zellen, sondern eine mehrschichtige Lage von Kork, die nur in den seltensten Fällen einmal einen Luftkanal aufweist (Fig. 4 B). Da ferner die äußerste Zellschicht des Gewebes eine stark verdickte Außenwand bildet, wie wir es es auch bei anderen Verwundungen der Epidermis fanden, so unterliegt es keinem Zweifel, daß wir es hier an Stelle der früheren Spaltöffnung nicht mit einem lenticellenartigen Gebilde zu tun haben, sondern ein luftdichter Verschluß gegen die Außenwelt zustande gekommen ist, wie es G. Haberlandt in ähnlicher Weise für die Blattstiele verschiedener Laubbäume erwähnt.

5. *Petasites albus.*

Gegenüber der reichen Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Spaltöffnungen von *Petasites officinalis* finden wir hier eine strengere Einheitlichkeit. Deshalb will ich mich bei der Beschreibung möglichst kurz fassen.

Die glatte Oberseite des Laubblattes trägt überhaupt keine Spaltöffnungen. Auf der behaarten Unterseite gleichen sie in Lage und Form denen der Scheideninnenseite von *P. officinalis*; nur sind hier die äußeren Hörnchen viel unbedeutender.

Ihnen gleichen im allgemeinen auch die des Blattstiels, die allerdings viel größer und damit auch stärker gebaut sind. Da ferner die Schließzellen hier häufig ein wenig aufgerichtet auf der Spitze kleiner Kuppen liegen, bilden die äußeren Hörnchen hier einen spitzeren Winkel miteinander. In einigen Fällen habe ich die Spaltöffnungen auch auf der Spitze hoher Papillen gefunden,

wie es bei *Tussilago Farfara* der Fall war. — Die Blattscheide ist völlig frei von Spaltöffnungen.

Auch die Spaltöffnungen des Rhizoms stimmen mit den bisher beschriebenen, besonders mit denen des Stiels überein. Die einzigen Unterschiede bestehen darin, daß die großen äußeren Hörnchen hier einen gestreckten Winkel miteinander bilden und sich deshalb nur mit den Spitzen berühren, und daß ferner die Kuppen, auf deren Höhe die Schließzellen zu liegen pflegen, gewöhnlich etwas größer sind. — In älteren Stadien finden wir die Spaltöffnungen nicht selten etwas abgeplattet und weit offenstehend.

6. *Circaea lutetiana.*

Von dieser Pflanze habe ich genauer nur die Spaltöffnungen des Rhizoms untersucht, um zu studieren, wie noch nachträglich durch Wundkorkbildung eine Ausschaltung derselben erreicht wird. Die normalen Spaltöffnungen, welche mit denen des Stengels völlig übereinstimmen, gleichen im allgemeinen denen des Blattstiels von *Oxalis tetraphylla.* Nun konnte ich beobachten, daß später bisweilen unterhalb des Porus in den Nachbarzellen der äußerst kleinen Atemhöhle Korkbildung eintritt, die einen derartig großen Umfang einnimmt, daß das Gewebe über die Epidermis emporgehoben und diese selbst gesprengt wird. Zweiffellos wird nun diese Korkbildung durch einen Wundreiz ausgelöst, den die abgestorbene uud kollabierte Schließzelle auf ihre Umgebung ausübt. Wie nämlich die Untersuchungen ergaben, tritt diese Bildung sehr oft auch durch die Verletzung einer gewöhnlichen Epidermiszelle ein.

7. *Lysimachia vulgaris.*

Betrachten wir zunächst das Laubblatt, so finden wir hier die Spaltöffnungen, die nur auf der Unterseite vorkommen, in der Höhe der Epidermis (Fig. 5 A). Der Vorhof ist infolge der ziemlich stark entwickelten äußeren Hörnchen recht gut ausgebildet. Die Bauchwände sind leicht gewölbt; innere Hörnchen fehlen. Die Schließzellen sind besonders dadurch ausgezeichnet, daß sie nur ein minimales streitaxtförmiges, im extremen Fall nur sternförmiges Lumen besitzen. Die Wände, selbst die Bauchwände sind also außerordentlich dick; nur die Rückenwände bleiben in größerer Ausdehnung dünn.

Vergleichen wir hiermit die Spaltöffnungen des Stengels, so zeigen sich hier zwei voneinander abweichende Arten. Diejenigen

des unteren Teils (Fig. 5 B) gleichen in ihrer Lage zur Epidermis denen des Blattes. Auch die äußere Form dieser Spaltöffnungen, die allerdings etwa doppelt so groß sind, zeigt einige Ähnlichkeit mit der eben beschriebenen. Nur sind die äußeren Hörnchen hier stärker und mehr abgerundet, während sie am Blatt spitz sind. Auch ist das Lumen bedeutend größer, so daß hier nur Innen- und Außenwände verdickt sind, die Bauchwände dagegen an der Zentralspalte und die Rückenwände in ihrer ganzen Ausdehnung dünn bleiben. Eigenartig gestaltet sind die Nebenzellen, die durch typische Gelenke mit den Schließzellen verbunden sind. Sie greifen außen und vor allem innen um diese herum, wodurch speziell die inneren Gelenke mehr oder weniger an den Porus heranrücken. —

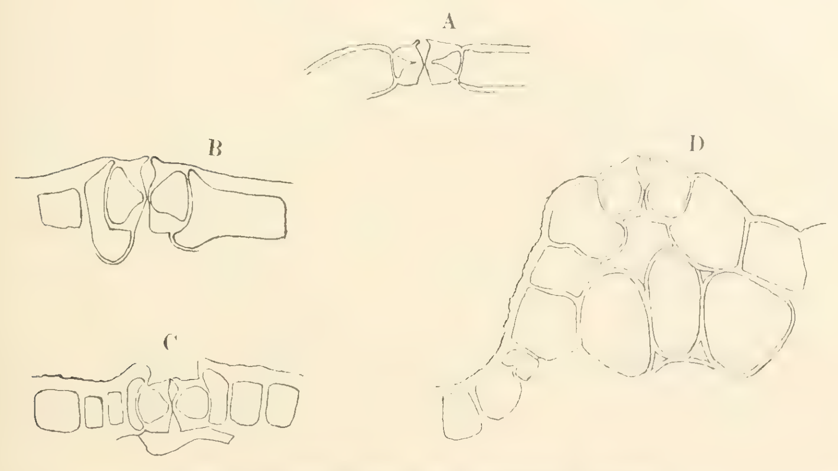


Fig. 5. Spaltöffnungen von *Lysimachia vulgaris*.
A Auf der Blattunterseite. B Auf dem unteren Teile, C in der Blütenregion des Stengels.
D Auf dem Rhizom.

Neben diesen großen Spaltöffnungen finden sich in der Blütenregion noch solche eines anderen Typus (Fig. 5 C). Sie gleichen der Form nach den eben beschriebenen der unteren Stengelteile, sind aber bedeutend kleiner und weisen ein etwas mehr abgerundetes Lumen auf. Der Hauptunterschied besteht aber darin, daß diese Spaltöffnungen ein wenig eingesenkt liegen und dieser Eindruck noch dadurch verstärkt wird, daß die Nebenzellen in Form eines Ringwalles nach außen vorspringen.

Untersuchen wir nun die Spaltöffnungen des **Rhizoms**, so tritt uns sofort in ihrer Lage ein großer Unterschied entgegen (Fig. 5 D).

Schon auf dem Flächenbilde kann man sehen, daß sie der Epidermis beträchtlicher Warzen eingelagert sind, die bisweilen, besonders an den gestreckten Teilen des Rhizoms, an denen sie seltener vorkommen, in der Längsrichtung gestreckt erscheinen. Die Form der Schließzellen schwankt etwas. Teilweise gleicht sie der zuletzt beschriebenen aus der Blütenregion, teilweise ist sie noch dünnwandiger, weist dann aber sehr starke äußere Hörnchen auf. Die Atemhöhle ist zunächst verhältnismäßig gut ausgebildet. Oft zeigen die Spaltöffnungen starke wachsartige Einlagerungen, die den Vorhof dicht anfüllen. An etwas älteren Stellen finden wir dann die Schließzellen abgestorben und kollabiert, so daß hierdurch meist ein Verschluß der Spaltöffnung zustande kommt. In manchen Fällen begnügt sich die Pflanze hiermit; häufiger aber treten noch weitere Veränderungen ein. Die Zellen unter der verletzten Spaltöffnung beginnen von neuem sich zu teilen und füllen zunächst die Atemhöhle und reichen Intercellularen, in die sie hineinwachsen. Dieser Wachstumsprozeß greift dann auf die ganzen unter der Spaltöffnung liegenden Zellen über, so daß zum Schluß ein völlig interstitienfreies Wundgewebe den inzwischen vergrößerten Höcker anfüllt. Die Spaltöffnungen und ein Teil der Epidermis sind dann gewöhnlich inzwischen abgeworfen. Wir haben es hier also mit einem besonderen nachträglichen Verschluß zu tun, der für die Spaltöffnungen dieser Pflanze durchaus typisch ist.

Die Spaltöffnungen der Niederblätter zeigen auf beiden Seiten die Form derjenigen der Laubblätter mit den spitzen äußeren Hörnchen; jedoch haben sie ein größeres Lumen und damit zartere Wände. In der Lage besteht insofern ein Unterschied, als die der Oberseite in gleicher Höhe mit der Epidermis, die der Unterseite dagegen auf sanften Warzen liegen. In diesen Verhältnissen tritt auch in keiner Weise eine Veränderung ein, wenn die Niederblätter ans Licht dringen und infolgedessen ergrünen.

8. *Polygonatum officinale.*

Bei der Untersuchung der Spaltöffnungen des Laubblattes (Fig. 6A), die sich nur auf dessen Unterseite finden, zeigt sich besonders in der Art der Lagerung eine große Ähnlichkeit mit den entsprechenden von *Polygonatum multiflorum*, die P. D. Buck untersucht. Sie sind ziemlich klein und liegen tief eingesenkt in den hohen Epidermiszellen. Die Nebenzellen wölben sich sogar über die Spaltöffnungen vor, so daß eine ziemlich enge äußere

Atemhöhle entsteht. Die äußeren Hörnchen sind kräftig ausgebildet. Die Bauchwände sind ziemlich stark gewölbt und gehen innen mit einem stumpfen Winkel in die Innenwände über. Alle Wände sind ziemlich zart, nur wenig dicker als die der übrigen Epidermiszellen. Von den Spaltöffnungen auf den Blättern von *P. multiflorum* unterscheiden sich diese also nur durch die Ausbildung der äußeren Hörnchen, die dort nach P. D. Buck ganz fehlen.

Ein anderes Bild finden wir auf dem Stengel (Fig. 6 B), wo sie der Form nach wiederum denen von *P. multiflorum* gleichen; doch sind sie hier viel dünnwandiger. Sie liegen ganz wenig eingesenkt, sind reichlich um die Hälfte größer als die des Blattes und weisen oft im äußeren Vorhof wachsartige Einlagerungen auf.

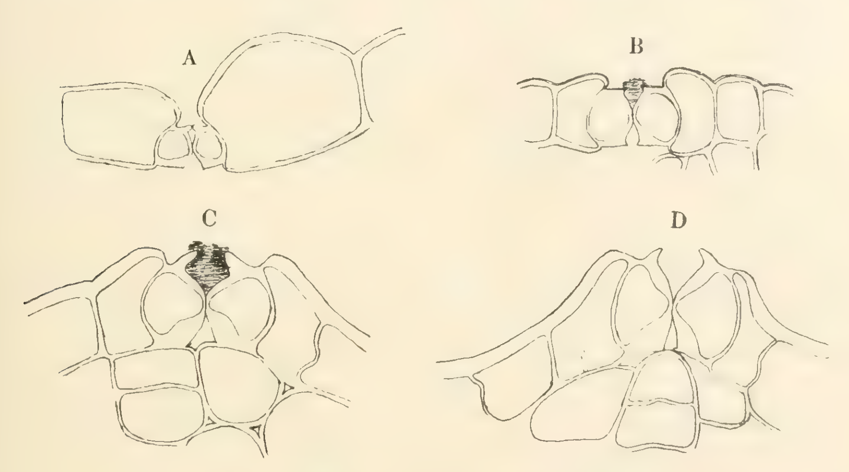


Fig. 6. Spaltöffnungen von *Polygonatum officinale*.
A Auf der Blattunterseite. B Auf dem Stengel. C u. D Auf dem Rhizom.

Die äußeren Hörnchen sind sehr klein und spitz und stehen ziemlich weit auseinander. Ihnen bis ins einzelne entsprechend, finden wir hier auch innere Hörnchen, die einen dem Vorhof völlig gleichen Hinterhof bilden. Die Atemhöhle ist gewöhnlich gut entwickelt. — Dieselbe Art der Spaltöffnungen zeigt sich dann auch auf der Außenseite der unterirdischen Niederblätter. Nur sind die Wände der Schließzellen vielleicht noch zarter. Außerdem ist die Atemhöhle gewöhnlich sehr klein.

Untersuchen wir nun die Spaltöffnungen eines Rhizoms zunächst im Flächenbilde, so zeigt sich an jungen Teilen, daß bei sonst normalem Aussehen einige bei Behandlung mit Glyzerin und

Wasser funktionieren, andere dagegen keine Veränderungen aufweisen. Unabhängig hiervon ist der Porus oft durch wachsartige Einlagerungen verstopft. Die Spaltöffnungen liegen hier etwa in der Höhe der Epidermis, an etwas älteren Teilen dagegen auf der Spitze gelber, warzenartiger Gewebekuppen, die mit dem Alter des Rhizoms an Zahl und Größe zunehmen und endlich die Epidermis mit den inzwischen abgestorbenen Schließzellen abwerfen. In Übereinstimmung hiermit zeigen die Querschnitte folgende Verhältnisse. Im jugendlichen Stadium tragen die Rhizome Spaltöffnungen, die denen des Stengels in der Form entsprechen. Doch sind sie doppelt so groß und nicht eingesenkt, eher etwas hervorragend. Auch sind die äußeren Hörnchen bedeutend stärker, die inneren dagegen ganz winzig. Außen- und Innenwände sind ziemlich stark. Die vorhin erwähnte Tatsache, daß nur einige funktionieren, findet in der Ausbildung der Gelenke ihre Erklärung. Einige Schließzellen zeigen nämlich außen und innen typische Gelenke, die ihre Beweglichkeit sichern. Bei den anderen ist es dagegen von vornherein gar nicht zur Ausbildung innerer Gelenke gekommen. Die Innenwände sind vielmehr schon von der ersten Anlage an den Schließzellen und den darunter liegenden Zellen gemeinsam, so daß die Atemhöhle also sehr reduziert ist oder ganz fehlt (Fig. 6 C). In diesem Falle ist also eine Funktion ausgeschlossen. Außerdem verlieren nun aber auch die normal gebauten Spaltöffnungen in etwas älteren Stadien zum größten Teil wenigstens ihre Funktionsfähigkeit, indem ihre Atemhöhle noch nachträglich durch das Wachstum und die Teilung der unter der Spaltöffnung liegenden Zellen zuwächst (Fig. 6 D). Diese Ausdehnung des Gewebes, die zunächst den Porus verschließt, setzt sich dann weiter fort, wie Schnitte durch ältere Teile des Rhizoms zeigen. Hierdurch wird die Spaltöffnung und die angrenzende Partie der Epidermis emporgehoben, und so entstehen die warzenartigen Kuppen, die schon im Flächenbilde zu erkennen waren. Nun gehen die Schließzellen zugrunde; sie werden zusammengedrückt, verklebt und verlieren ihre Gestalt, so daß man sie als solche gar nicht erkennen würde, wenn sich nicht alle Zwischenstadien finden ließen. Die Kuppen zersprengen endlich, allerdings erst ziemlich spät, die Epidermis und zeigen dann bei oberflächlicher Betrachtung das Bild einer Lenticelle. Die genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß es sich um eine starke linsenförmige Lage interstitienloser Korkreihen handelt. Es liegt hier also in ähnlicher Weise ein nachträglicher luftdichter Verschluß

gegen die Außenwelt vor, wie wir es auch schon bei *Petasites officinalis* und *Lysimachia vulgaris* fanden. Nur ist der Verschluß hier insofern noch charakteristischer und vollkommener, als er völlig lokal auftritt, ohne daß irgendwo sonst unterhalb der Epidermis Peridermbildung eintritt, wie es bei den beiden auderen Pflanzen der Fall war. — Daß es sich hier keinesfalls um lenticellenartige Gebilde handelt, zeigte auch das negative Ergebnis des Versuchs, unter Wasser Luft hindurchzupressen, was mir bei den typischen Lenticellen von *Sambucus nigra*, mit denen Parallelversuche angestellt wurden, ohne Schwierigkeiten gelang.

9. *Arum maculatum.*

Von dieser Pflanze habe ich nur den Stengel und die Niederblätter untersucht, da mir infolge besonderer Umstände Blätter und geeignete Rhizomknollen nicht zur Verfügung standen. Vor allem handelt es sich hier um den Vergleich der Spaltöffnungen des oberirdischen Stengelteils mit denen des unterirdischen, der hier oft recht lang ist.



Fig. 7. Spaltöffnungen von *Arum maculatum*.
A Auf dem oberirdischen, B dem unterirdischen Stengelteil.

Am oberirdischen Stengel (Fig. 7 A) sind die Schließzellen, die in der Form denen des Stiels von *Oxalis tetraphylla* gleichen, durch die eigenartige Form der Nebenzellen fast um ihre ganze Höhe über die Epidermis emporgehoben. Die Innenwände dieser Nebenzellen, die als Gelenke für die Schließzellen dienen, sind äußerst fein und wölben sich in die Atemhöhle gegeneinander vor, so daß sie unterhalb des Porus gewissermaßen einen zweiten Verschluß bilden und dadurch die Atemhöhle in einen engeren äußeren und einen weiten inneren Raum trennen. Fast könnte es so scheinen, als ob hier die Fähigkeit vorhanden wäre, auch diese zweite Öffnung in ähnlicher Weise wie bei einer eigentlichen Spaltöffnung nach Bedarf zu erweitern oder zu verschließen.

Vergleichen wir hiermit die Spaltöffnungen des unterirdischen Stengels (Fig. 7 B), so fällt uns sofort auf, daß sie hier kaum vorgewölbt sind. Hiermit fällt auch der eigentümliche Bau der inneren Gelenke fort. Die Schließzellen selbst stimmen im allgemeinen mit denen des oberirdischen Teiles überein. Die Innenwände sind hier allerdings nicht so dick. Außerdem sind hier auch winzige innere Hörnchen vorhanden. Die Atemhöhle ist nur klein.

Die Spaltöffnungen, die sich auf beiden Seiten der unterirdischen Niederblätter finden, zeigen etwa den letzten Typus. Sie liegen hier in der Epidermishöhe, vielleicht sogar noch ein minimales Stückchen tiefer. Die Innenwände sind noch dünner, so daß sie den Außenwänden gleichen. Dagegen finden wir die inneren Hörnchen etwas stärker als bisher und den äußeren nunmehr fast gleich. — In einem Falle fand ich auf der Außenseite auch eine Spaltöffnung, wie sie für den oberirdischen Stengelteil typisch ist; nur war sie hier bei weitem nicht so stark emporgehoben wie dort. Auch in diesem Falle schienen mir Andeutungen von inneren Hörnchen vorhanden zu sein.

10. *Convallaria maialis.*

Diese Pflanze wurde, wie schon erwähnt, von P. D. Buck genauer untersucht. Seine Untersuchungen, die sich auf Blattspreite, Stengel und Rhizomachse erstrecken, kann auch ich bestätigen. An diesen Teilen finden wir im allgemeinen denselben Typus. Nur sind die Schließzellen am Stengel etwas höher und schmaler als auf der Blattspreite. Am Rhizom finden sich funktionstüchtige Spaltöffnungen, die denen des Stengels gleichen, und funktionslose, die mehr oder weniger verstopft und verwachsen sind, wie es von P. D. Buck beschrieben und auch von mir gefunden wurde. Die Schließzellen bleiben am Rhizom sehr lange erhalten und gehen erst in dem Augenblick verloren, wo das ganze Rhizom zugrunde geht.

Nun habe ich meine vergleichenden Untersuchungen zunächst noch auf beide Seiten der Blattscheide ausgedehnt. Auf der Außenseite (Fig. 8 A) ist deutlich die Form ausgeprägt, die wir am Stengel finden. Wie dort, so liegen sie auch hier ziemlich stark eingesenkt und zeigen starke, abgerundete äußere und innere Hörnchen und ziemlich dicke Außen-, Innen- und Bauchwände. Ihre Höhe ist etwa halb so groß wie die der übrigen recht hohen Epidermiszellen. — Im Gegensatze hierzu finden wir auf der Innen-

seite der Scheide (Fig. 8 B) die Form der Spaltöffnungen der Blattspreite. Bei gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen liegen die Schließzellen hier jedoch nicht wie sonst überall eingesenkt, sondern in gleicher Höhe mit der Epidermis.

Fernerhin habe ich noch die zarten Niederblätter des unterirdischen „Keims" untersucht. Der Querschnitt zeigt, daß die äußeren Spaltöffnungen tragen, die in Form, Wandstärke und Lagerung denen des Stengels völlig entsprechen. Auf den weiter nach innen gelegenen Blättern finden wir jedoch oft solche, die flacher, ja sogar in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen und auch in ihrem Bau größere Ähnlichkeit mit denen der Innenseite der Blattscheiden zeigen. Etwas anders liegen dann noch die Verhältnisse auf den jüngsten Niederblättern, die beim Austreiben als rot gefärbte Scheiden über den Erdboden treten und in diesem Zustand unter-

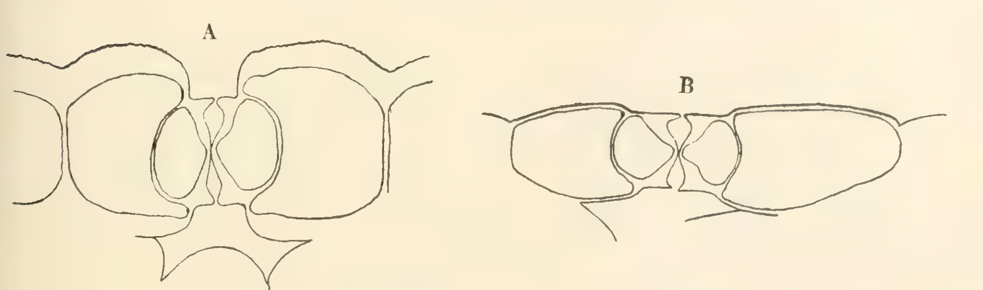


Fig. 8. Spaltöffnungen von *Convallaria maialis*.
A Auf der Außenseite, B der Innenseite der Blattscheiden.

sucht wurden. Hier fand ich neben normal gebauten Spaltöffnungen viele funktionslose, die sich schon im Flächenbilde durch ihre Braunfärbung und unregelmäßige Gestalt erkennen lassen. Die Schließzellen sind, wie der Querschnitt lehrt, völlig zusammengedrückt, teilweise miteinander verwachsen und zeigen an den anderen Stellen dichte Einlagerungen zwischen sich. Ihre Lumina sind infolgedessen unregelmäßig gestaltet. Auch liegen die Spaltöffnungen hier nicht ganz so eingesenkt wie die des Stengels, deren Form sie sich sonst nähern[1]).

---

1) In einigen Fällen beobachtete ich bei den Spaltöffnungen der Niederblätter insofern Anomalien, als die Rückenwände der Schließzellen mit den gegenüberliegenden Querwänden der Nebenzellen durch einen schmalen Zellulosebalken verbunden waren. Offenbar handelt es sich hier um eine Parallelerscheinung zu den Sanio'schen Balken.

11. *Eryngium maritimum.*

Die Blattspreite zeigt auf beiden Seiten denselben Typus der Spaltöffnung. Die äußeren Hörnchen sind spitz und gut ausgebildet. Die Bauchwände zeigen an der Zentralspalte eine starke Krümmung. Die Außen- und besonders die Innenwände sind sehr dick, so daß ein etwa keilförmiges Lumen entsteht, da nur die Bauchwände an der Zentralspalte und die Rückenwände in größerer Ausdehnung zarter sind. Die Spaltöffnungen, die etwa so breit wie hoch sind, liegen auf beiden Seiten der Blätter etwas eingesenkt.

Betrachten wir nun die Blattscheide, so finden wir zunächst auf der Außenseite (Fig. 9 A) eine Form, wie sie sich auch am Stengel und Blattstiel zeigt. Sie weicht nicht sehr ab von der auf der Spreite. Nur sind die Außen- und Innenwände der Schließzellen nicht so sehr verdickt, und die Wölbung der Bauchwand

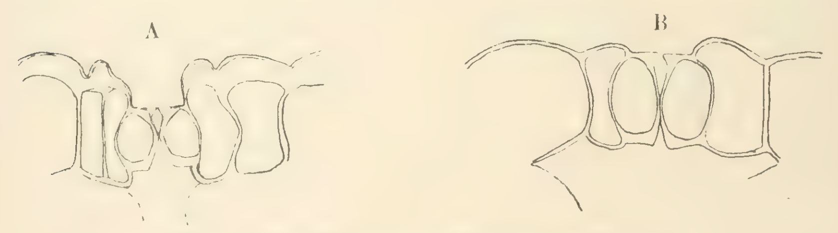


Fig. 9. Spaltöffnungen von *Eryngium maritimum.*
A Auf der Außenseite, B der Innenseite der Blattscheiden.

nicht so stark. Somit wird das Lumen eiförmig, da die Zellen etwas höher und schmaler sind als auf der Spreite. Die Einsenkung in die Epidermis, die außerordentlich dicke Außenwände aufweist, ist hier noch bedeutender und auch enger. — Ganz anders verhält es sich aber mit den Spaltöffnungen auf der Innenseite (Fig. 9 B) der Scheide. Hier sind sie viel größer als an den anderen Teilen der Pflanze und ihre Höhe ist gleich derjenigeu der übrigen Epidermiszellen, was sonst nicht der Fall ist. Infolgedessen zeigen sie auch keine Einsenkung. Außerdem aber sind hier die Wände der Schließzellen, die im übrigen die Form derjenigen auf der Außenseite haben, sehr dünn und nur wenig stärker als die der übrigen relativ recht dünnwandigen Epidermiszellen.

Vergleichen wir mit den besprochenen die Spaltöffnungen des Rhizoms, so finden wir kaum einen merklichen Unterschied von denen des Stengels. Nur sind hier die Bauchwände der Schließ-

zellen besonders dick. Auch ist die Einsenkung hier flacher als am Stengel und zwar ebensoviel, als die Epidermisaußenwand an Dicke verloren hat. Die Atemhöhle, die in den anderen Fällen sehr gut ausgebildet war, ist hier oft nur klein. Einmal ist mir sogar der Fall begegnet, daß der Porus durch eine einwachsende Zelle verschlossen war, wie wir es bei *Petasites officinalis* und anderen sehr häufig trafen. Doch haben meine Versuche ergeben, daß die Spaltöffnungen des Rhizoms im allgemeinen funktionstüchtig sind. — In älteren Stadien tritt eine starke Korkbildung ein, durch die die ganze Epidermis und somit auch die Spaltöffnungen abgesprengt werden.

Auch an den außergewöhnlich zarten, hautartigen Niederblättern habe ich auf der Außenseite vereinzelt Spaltöffnungen gefunden, die ich jedoch nicht genauer untersuchen konnte.

12. *Polygonum Bistorta.*

Bei dieser Pflanze finden wir in mancher Beziehung Übereinstimmung mit dem soeben beschriebenen Befunde von *Eryngium maritimum*. — Betrachten wir zunächst die Blattscheide und zwar deren Innenseite, bei der wir am meisten Ähnlichkeit mit der vorigen Pflanze finden. Die Epidermiszellen sind recht groß und ihnen entsprechend auch die Spaltöffnungen, die in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen. Die Schließzellen zeichnen sich durch zarte Ausbildung der Wände aus und gleichen im allgemeinen den entsprechenden von *E. maritimum*. Jedoch ist hier häufig ein frühes Absterben und Kollabieren derselben zu bemerken. — Die Spaltöffnungen der Außenseite liegen ebenfalls etwa in gleicher Höhe der Epidermis Sie sind aber kleiner und entsprechen der soeben beim Blatte von *E. maritimum* beschriebenen Form. Die Innen- und Außenwände der Schließzellen sind also viel stärker als auf der Innenseite, so daß das Lumen hier keilförmig ist.

Auf der Blattspreite sind die Spaltöffnungen bedeutend tiefer eingesenkt und noch kleiner. Sie gleichen in ihrer Form den eben beschriebenen der Scheidenaußenseite.

13. *Archangelica officinalis.*

Die Hauptuntersuchungen beziehen sich auf die Spaltöffnungen der beiden Scheidenseiten. Betrachten wir zunächst die der Außenseite, die denen des Blattstiels gleichen. Die äußeren Hörnchen sind sehr gut entwickelt. Die mäßig gewölbten Bauch-

wände bleiben nur an der Zentralspalte etwas dünner und gehen innen in die sehr dicken Innenwände über. Die Rückenwände sind stark in die Nebenzellen hineingewölbt. Die Schließzellen, welche die anderen Epidermiszellen minimal überragen, sind außen durch zarte Gelenke an die äußerst starken Epidermisaußenwände der Nebenzellen befestigt. Außen- und Bauchwände zeigen starke Cuticularisierung. Wenn diese Spaltöffnungen auch bisweilen gelbe Einlagerungen zeigen, so sind sie doch im allgemeinen funktionstüchtig, wie die Behandlung mit Wasser und Glyzerin zeigt. — Anders steht es dagegen mit denen der Innenseite der Scheide. Hier finden sich nur selten funktionstüchtige Spaltöffnungen, die ihrer Form nach im allgemeinen denen der Außenseite gleichen. Nur sind die Hörnchen und auch besonders die Bauchwände der Schließzellen nicht so stark. Somit ist das Lumen hier mehr kreisförmig, während es sich auf der Außenseite der Keilform näherte. Im übrigen ist auch die ganze Epidermis sehr zartwandig. Der normale Zustand der Spaltöffnungen, die in der Höhe der Epidermis liegen, ist jedoch verhältnismäßig selten. Gewöhnlich kann man schon im Flächenbilde erkennen, daß sie nicht mehr funktionieren. Ihre Form ist recht unregelmäßig und vor allem sehr lang und schmal. Oft sind sie gelb oder bräunlich gefärbt. Die Querschnittsbilder bestätigen das Gesagte. Ein sehr häufiger Fall ist es, daß die Schließzellen zusammengedrückt werden und so den Porus ständig verschlossen halten. Im extremen Fall läßt sich die ursprüngliche Form gar nicht mehr erkennen. Die ganze Spaltöffnung ist gelblich braun gefärbt und mit Substanzeinlagerungen, die bis in die Atemhöhle dringen, fest verklebt. — Ferner fällt es auf, daß oft zwei Spaltöffnungen nebeneinander oder hintereinander liegen, ohne durch eine andere Zelle getrennt zu sein. Auch diese zeigen dieselben Deformationen.

Die Blattspreite trägt nur auf der Unterseite Spaltöffnungen. Sie gleichen den normalen der Scheideninnenseite. Nur sind die Hörnchen verhältnismäßig unscheinbar und die Schließzellen im ganzen viel kleiner. Auch hier liegen sie in gleicher Höhe mit der Epidermis.

14. *Thapsia villosa.*

Die Form der sehr kleinen Spaltöffnungen des Laubblattes ist etwa die eines Kreises, der nur durch die kleinen und spitzen äußeren Hörnchen unterbrochen ist. Die Wände sind ziemlich

zart, nicht viel stärker als die der übrigen Epidermiszellen. Den verhältnismäßig großen Nebenzellen sind die Schließzellen in der Weise angeheftet, daß die Außenwände etwas über die Oberfläche hervorragen, so als wäre die ganze Spaltöffnung nach außen gedrängt.

Ganz abweichend hiervon finden wir sie auf der Außenseite der Blattscheiden. Die Schließzellen, deren äußere Konturen viereckig sind, liegen etwa in der Höhe der übrigen Epidermis. Durch eine papillenartige Vorwölbung der äußeren Gelenke erscheinen sie jedoch etwas eingesenkt. Außen sind Hörnchen nur sehr wenig ausgebildet, innen fehlen sie ganz. Das Lumen der Schließzellen ist sehr eng und streitaxtförmig, was durch die außerordentlich starke Verdickung der Außen- und Innenwände zustande kommt. Zart bleiben nur die Rückenwände in größerer Ausdehnung. — Die Form der normalen Spaltöffnungen, die wir auf der Innenseite der Scheide finden, stimmen im allgemeinen mit der eben beschriebenen überein. Das Lumen ist hier jedoch bedeutend größer, da die Wände bei weitem nicht so stark sind. Auch hier liegen die Spaltöffnungen etwas eingesenkt. Neben diesen normalen, funktionierenden finden wir aber auch viele funktionslose. Häufig ist der Fall, daß dichte Verstopfung durch Einlagerungen eintritt. Oft wird der Verschluß jedoch dadurch erzielt, daß die Zellen, welche an die Atemhöhle grenzen, sich nachträglich in diese vorwölben und die Spalte so verstopfen. In einigen Fällen wachsen die Zellen sogar in den Porus hinein bis zu den äußeren Hörnchen hinauf. Bei einer Spaltöffnung ragte die Verschlußzelle sogar aus dem Porus über die Epidermis hervor.

Die Spaltöffnungen des Stengels gleichen denen der Scheidenaußenseite. Nur liegen sie hier völlig in der Höhe der Epidermis, da die Hervorwölbung der äußeren Gelenke über die Epidermis hier fehlt.

15. *Festuca arundinacea.*

Die Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter (Fig. 10 A) liegen leicht eingesenkt. Im Flächenbilde zeigen sie wie auch an allen anderen Teilen der Pflanze den Gramineentypus. Der Querschnitt zeigt uns, daß die Schließzellen eine hohe, schmale Form besitzen. Außen sind minimale Hörnchen vorhandeu, so daß ein Vorhof entsteht; innen fehlen sie. Die kaum gewölbten Bauchwände gehen hier vielmehr mit einer gleichmäßigen Rundung in die Innenwände über. Es ist nur ein ganz enges, quergestelltes Lumen in der Mitte der Schließzellen vorhanden.

Einen ganz anderen Eindruck rufen die Spaltöffnungen der Blattoberseite hervor (Fig. 10 B), die hier in den Längsrinnen des Blattes liegen. Im einzelnen sind die Schließzellen und auch die verhältnismäßig kleinen Nebenzellen noch 4-5mal so tief eingesenkt wie auf der Unterseite, so daß eine bedeutende äußere Atemhöhle entsteht. Auch die Form ist eine andere. Während die Schließzellen auf der Unterseite etwa doppelt so hoch wie breit sind, ist hier die Höhe und Breite etwa gleich und zwar der Breite der vorigen entsprechend. So nähert sich der Umriß der Schließzellen einem Kreise, der nur durch kleine äußere Hörnchen unterbrochen ist. Das enge Lumen ist so ausgebildet, wie es für die Unterseite beschrieben wurde.

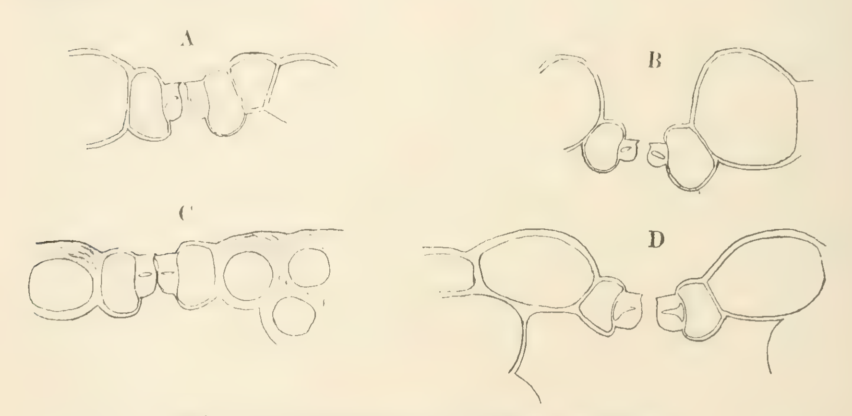


Fig. 10. Spaltöffnungen von *Festuca arundinacea*.
A Auf der Unterseite, B der Oberseite der Blätter. C Auf der Außenseite, D der Innenseite der Blattscheiden.

Ähnliche Unterschiede wie auf der Unter- und Oberseite der Blattspreite finden wir auch auf beiden Seiten der Blattscheiden. Die Spaltöffnungen der Außenseite (Fig. 10 C), denen auch die des Stengels in allen Stücken gleichen, unterscheiden sich von den eben beschriebenen der Blattunterseite nur dadurch, daß sie in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, die sich mit Ausnahme der Nebenzellen durch außerordentlich dicke, deutlich geschichtete Wände auszeichnet.

Ganz andere Spaltöffnungen finden wir dann aber auf der Innenseite der Scheide (Fig. 10 D). Hier liegen die Schließ- und Nebenzellen wiederum stark eingesenkt und bilden eine trichterförmige äußere Atemhöhle. Die Form entspricht im allgemeinen der auf der Blattoberseite, da Höhe und Breite der Schließzellen

sich gleichen; nur sind diese hier bedeutend größer. Auch ist das Lumen hier etwas größer und anders gestaltet, streitaxtförmig. An der Zentralspalte ist es sehr schmal, verbreitert sich dann aber zur Rückenwand hin, so daß diese in größerer Ausdehnung recht dünn ist.

Im allgemeinen stimmen mit den Spaltöffnungen des Stengels und der Scheidenaußenseite auch die des Rhizoms überein, wenn man so den von mir untersuchten unterirdischen Teil des Stengels bezeichnen kann, der auch in seinen anatomischen Merkmalen ganz dem oberirdischen gleicht. Indessen ist hier der ganze Spaltöffnungsapparat nicht unbedeutend größer.

16. *Psamma baltica.*

In mancher Beziehung finden wir bei dieser Pflanze Übereinstimmungen mit der eben besprochenen. Die Blattspreite trägt auf der Unterseite keine Spaltöffnungen. Auf der Oberseite gleichen die Schließzellen im allgemeinen denen von *Festuca arundinacea.* Sie sind nur viel kleiner als jene und auch die äußeren Hörnchen sind noch weniger ausgebildet. Die Lage zur Epidermis zeigt interessante Verhältnisse (Fig. 11). Im inneren Winkel der auch hier vorkommenden Längsrinnen der Blattoberseite bildet die Epidermis die hohen großlumigen Gelenkzellen, die im Zusammenhang mit dem Einrollungsmechanismus des Blattes stehen. Liegen die Spaltöffnungen nun in deren Bereich — es handelt sich nur um die Übergangszone — so erscheinen sie tief eingesenkt, liegen sie aber weiter von ihnen entfernt, also der Oberfläche zu, so finden wir sie in gleicher Höhe mit der hier gewöhnlich ausgebildeten Epidermis.

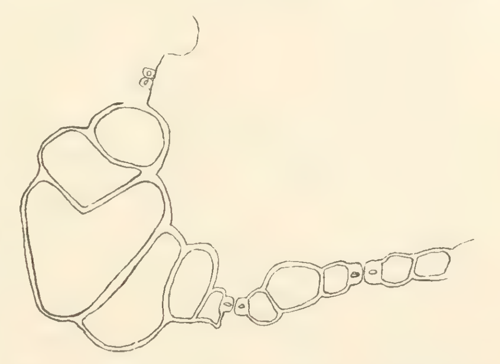


Fig. 11. Lage der Spaltöffnungen in den Längsrinnen der Blattoberseite von *Psamma baltica.*

Die Spaltöffnungen auf der Außenseite der Blattscheiden zeigen wiederum dieselbe Form wie bei *Festuca arundinacea.* Nur liegen sie hier etwas eingesenkt. Ebenso finden wir auch auf der Innenseite ähnliche Spaltöffnungen wie bei jener Pflanze. Doch

sind sie hier bedeutend kleiner und zeigen ein engeres Lumen, das mehr dem der Scheidenaußenseite entspricht. Auch ist die Einsenkung hier nicht ganz so stark, so daß die Lage zur Epidermis auf Außen- und Innenseite gleich ist.

Die Spaltöffnungen des Stengels gleichen denen der Scheidenaußenseite. Doch ist ihre Verteilung eine ungleiche. Am zahlreichsten finden sie sich unterhalb der Knoten, sie fehlen dagegen in den unteren Teilen des Internodiums, wo ausschließlich Festigkeitsgewebe der Epidermis angelagert ist.

Das typisch ausgebildete Rhizom trägt viele Spaltöffnungen. Im Flächenbilde sieht man, daß sie ganz lokal gelb gefärbt sind. Ein Querschnitt zeigt dann auch, daß diese Spaltöffnungen, die übrigens in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, funktionsuntüchtig sind. Sie weisen die verschiedensten zusammengedrückten Formen auf und sind überall, auch in der inneren Atemhöhle, durch gelbe Einlagerungen verklebt, und zwar schon zu einer Zeit, wo die übrige Epidermis noch vollkommen intakt ist.

17. *Psamma arenaria.*

Vergleichen wir die Spaltöffnungen dieser Pflanze mit denen von *Psamma baltica*, so finden wir große Ähnlichkeiten. So stimmen sie am Stengel an Verteilung, Form und Lage zur Epidermis völlig überein. Ihnen gleichen auch die der Außenseite der Blattscheide, die allerdings mittelmäßig eingesenkt liegen. Im Gegensatz hierzu und zu den entsprechenden der letzten beiden Pflanzen liegen die Spaltöffnungen auf der Innenseite flacher als auf der Außenseite, fast in gleicher Höhe mit der Epidermis. Ihre Form stimmt mit jener von *Ps. baltica* überein. Doch sind die Schließzellen hier größer und bedeutend weitlumiger, so daß die Spaltöffnungen im Flächenbilde bisweilen kaum noch den Eindruck von Gramineenspaltöffnungen machen. Da wir später ähnliche Fälle in ausgeprägterer Form bei *Zea Mays* wiederfinden, sollen dort diese Verhältnisse genauer erörtert werden.

Eine weitere Übereinstimmung in der Form finden wir bei den Spaltöffnungen der Blattspreite, die nur auf der Oberseite in Rinnen vorkommen. Sie sind ebenfalls etwas eingesenkt; zwar variiert ihre Tiefenlage etwas, jedoch völlig unabhängig von der Lage der Gelenkzellen.

Die Form der Spaltöffnungen auf dem typisch ausgebildeten Rhizom stimmt mit der des Stengels überein; doch liegen sie hier

nicht eingesenkt, sondern in gleicher Höhe mit der Epidermis. In den jüngsten Stadien finden sich normal gebaute, funktionstüchtige Spaltöffnungen. In etwas älteren Stadien sterben sie zunächst ab, kollabieren und zeigen starke Einlagerungen. Dann gehen aber auch bald die ganzen äußeren Zellagen zugrunde.

18. *Calamagrostis Epigeios.*

Auch bei dieser Pflanze finden wir manche Übereinstimmung mit den bisher beschriebenen Gramineen. Die Blattspreite zeigt hier wieder auf beiden Seiten Spaltöffnungen, die sich in Form und Lage gleichen. Ihre Form stimmt mit jener von *Psamma baltica* und *Ps. arenaria* überein. Sie liegen etwa in gleicher Höhe mit der Epidermis und zeigen kaum eine Einsenkung.

Die Spaltöffnungen der Blattscheide sind auf deren Außenseite etwas eingesenkt und zeigen wieder die hohe und schmale Form der Schließzellen und das enge, quergestellte Lumen. Dennoch ist die Breite der Höhe gegenüber etwas bedeutender als bei den anderen Pflanzen. — Auf der Innenseite sind die Spaltöffnungen außerordentlich tief eingesenkt, so daß eine große äußere Atemhöhle entsteht. Ihre Form entspricht am meisten der von *Psamma baltica*; doch hat hier in bezug auf das Verhältnis von Höhe zur Breite schon eine große Annäherung an die der Scheidenaußenseite stattgefunden.

Die Spaltöffnungen des Stengels gleichen denen der Scheidenaußenseite; nur sind sie hier nicht eingesenkt, sondern liegen mit der Epidermis in gleicher Höhe. – Ihnen gleichen auch die des Rhizoms, die allerdings etwas größer sind.

19. *Zea Mays.*

Die Spaltöffnungen der Blattspreite, des Stengels und der Scheidenaußenseite sind überall von gleichem Typus. Nur liegen sie im ersten Fall etwas eingesenkt, in den beiden anderen dagegen in der Höhe der Epidermis. Überall zeigt sich der Gramineentypus. Die Hantelform der Schließzellumina ist schon im Flächenbilde (Fig. 12 A) sofort zu erkennen, und der mittlere Teil zeigt im Querschnitt (Fig. 12 B) das typische enge Lumen und die starke Verdickung der Wände.

Betrachten wir nun aber die Spaltöffnungen der Innenseite der Scheide, so fällt uns sofort auf, daß an Stelle des erwarteten Gramineentypus ein ganz anderer getreten ist, der mit dem der

Liliaceen übereinstimmt. Im Flächenbilde (Fig. 12 C) ist von der Hantelform der Lumina nichts zu merken, vielmehr haben wir hier zwei schlauchförmige Schließzellen vor uns, deren Wände überall annähernd gleich stark erscheinen. Ein Querschnitt (Fig. 12 D) durch den mittleren Teil bestätigt uns dieses. Die Gestalt der Schließzellen, die in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, ist etwa kreisrund; nur winzige äußere und innere Hörnchen ragen hervor. Alle Wände sind nur von mäßiger Dicke, etwa von jener der übrigen Epidermiszellen. Die Funktion eines starren Verbindungsstückes, die dieser mittlere Teil bei einer typischen Gramineenspaltöffnung übernehmen würde, kann hier also auf keinen

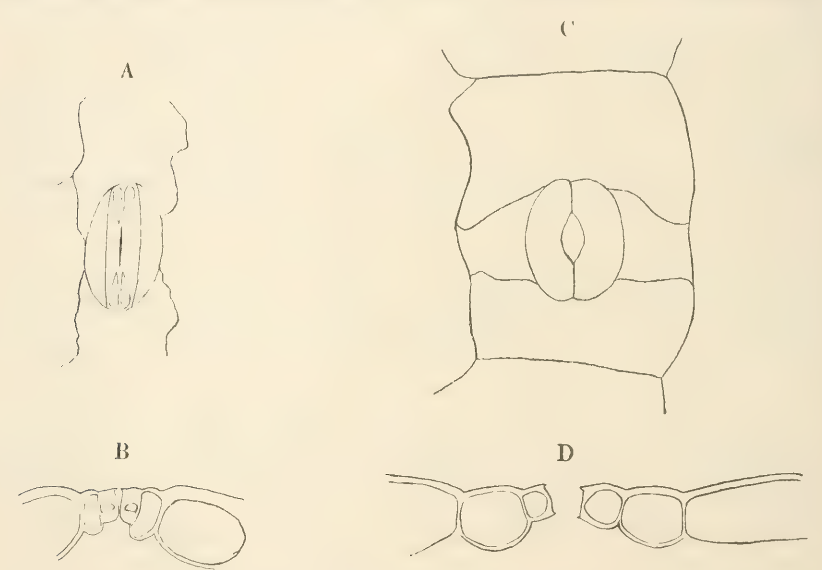


Fig. 12. Spaltöffnungen von *Zea Mays*.
A Flächenansicht, B Querschnitt auf der Außenseite der Blattscheiden. C Flächenansicht, D Querschnitt auf der Innenseite der Blattscheiden.

Fall erfüllt werden. Die Mechanik des Apparates muß also auch eine andere sein. Dieses können wir auch schon im Flächenbilde daran erkennen, daß die Spalte im geöffneten Zustande eine weite elliptische Form einnimmt, wie es beim Liliaceentypus der Fall ist, während bei einer typischen Gramineenspaltöffnung die mittleren Teile annähernd parallel auseinandertreten würden. Auch erinnert die ganze Anordnung und Form der Nebenzellen im Gegensatz zur Scheidenaußenseite, wo typische Gramineenspaltöffnungen vorhanden sind, sofort an die Bilder von Liliaceenspaltöffnungen, wie wir sie

so oft für *Tradescantia* z. B. in den Lehrbüchern abgebildet finden. Die Schließzellen liegen in der Mitte der gewaltigen Epidermiszellen, von zwei etwa quadratischen Nebenzellen seitlich begrenzt. Allerdings ist zu bemerken, daß dieser reine Liliaceentypus sich immerhin selten findet. Häufiger noch zeigen sich Anklänge resp. Übergänge zum Gramineentypus. Dieses kann man am besten auf Längsschnitten und solchen Querschnitten erkennen, welche die Enden der Spaltöffnungen getroffen haben. Da zeigt sich dann nicht selten, daß hier bei größerer Zartheit der Wände das Lumen gegenüber den mittleren Partien anschwillt und so mehr oder weniger deutlich Anklänge an die Hantelform hervorruft. Eine weitere Annäherung an den Gramineentypus kommt dann bei einigen Spaltöffnungen dadurch zustande, daß die Schließzellen in ihrer Mitte doch noch etwas dickwandiger sind und sich dadurch auch schon im Flächenbilde die Hantelform des Lumens erkennen läßt. Dann haben wir es im Prinzip mit ähnlichen Stadien zu tun, wie wir sie auf der Scheideninnenseite von *Psamma arenaria* fanden, wo die Lumina verhältnismäßig groß sind, sonst aber gewöhnlich das Charakteristische einer Gramineenspaltöffnung gewahrt bleibt und nur in seltenen Fällen auch dort im Flächenbilde annähernd der Liliaceentypus erscheint.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Blattscheiden finden sich auch an der Keimblattscheide (vgl. O. Porsch).

20. *Pinus montana.*

Von dieser Pflanze habe ich nur die Nadeln untersucht, die ja paarweise am Ende von Kurztrieben stehen. Ein Scheidenteil fehlt zwar; unten liegen die Nadeln jedoch so dicht aneinander, daß zwischen ihnen die Bedingungen für die Ausbildung der Spaltöffnungen ähnliche sind wie sonst in der Scheide. Tatsächlich zeigen hier auch die Spaltöffnungen, die überall den Gymnospermentypus aufweisen, hinsichtlich der Art ihrer Einsenkung einen Unterschied gegenüber denen der anderen Teile. Machen wir hier einen Querschnitt, so sehen wir, daß die Spaltöffnungen auf der Peripherie des halbkreisförmigen Schnittes (Fig. 13 A) außerordentlich tief eingesenkt sind. Die äußere Atemhöhle ist außergewöhnlich hoch und schmal, verengt sich der Öffnung zu gar noch etwas. An den Berührungsstellen der Nadeln, wo auch die übrigen Epidermiszellen nicht so verdickt sind wie auf der Peripherie, beträgt die Höhe

der Atemhöhle nur etwa $^2/_3$ von derjenigen der soeben beschriebenen (Fig. 13 B). Der Hauptunterschied liegt jedoch darin, daß sich hier die Atemhöhle nach außen zu nicht verengt, sondern sogar trichterförmig erweitert.



Fig. 13. Spaltöffnungen von *Pinus montana*.
A Auf der freiliegenden Peripherie der Nadeln, B auf der Berührungsfläche der Nadelpaare.

Untersuchen wir Teile der Nadeln, die sich nicht mehr berühren, also weiter der Spitze zu liegen, so verwischt sich dieser Unterschied mehr und mehr. Weiter nach der Basis zu verschwinden die Spaltöffnungen endlich zunächst an den Berührungsstellen, dann auch auf der Peripherie.

Einige weitere Untersuchungen, die ich an anderen Pflanzen anstellte, haben den beschriebenen Ergebnissen gegenüber nichts Neues geliefert. Doch können sie dazu dienen, einige im allgemeinen Teile zu besprechende Resultate zu bestätigen. Untersucht wurden einzelne Teile von: *Honckenya peploides*, *Gratiola officinalis*, *Saponaria officinalis*, *Physalis Alkekengi*, *Aegopodium Podagraria*, *Carex virens* und *C. arenaria*, *Mischanthus sinensis*, *Cyperus alternifolius*, *Musa Ensete*, *Chamaedorea concolor* und *Ch. Karvinskiana*.

B. Allgemeiner Teil.

Die speziellen Untersuchungen, von denen besonders die von *Oxalis* (Fig. 1), *Tussilago* (Fig. 2), *Petasites officinalis*, *Lysimachia* (Fig. 5) und *Festuca* (Fig. 10) hervorzuheben sind, haben gezeigt, daß noch eine viel größere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates einer einzelnen Pflanze herrscht, als man

nach den bisherigen, in der Einleitung erwähnten Angaben anzunehmen geneigt war. Berücksichtigt man noch, daß auch die Blütenteile, die in dieser Arbeit nicht behandelt werden, eigenartige Spaltöffnungsformen aufweisen, so kann man fast sagen, daß jedes einzelne Organ selbst bei großer Übereinstimmung mit den übrigen in bezug auf äußere Verhältnisse dennoch seinen eigenen Spaltöffnungsapparat besitzt. Dieser kann sich im extremen Fall von dem der übrigen Organe nicht allein durch anatomische Merkmale unterscheiden, sondern bisweilen sogar einen völlig abweichenden Funktionstypus aufweisen, wie wir es z. B. neben dem bei *Zea Mays* (Fig. 12) ausführlich behandelten Fall auch noch bei *Oxalis* (Fig. 1) zwischen Blattspreite und Stiel fanden. Schließlich können ja, wie die Untersuchungen lehren, selbst an demselben Organ mehrere Arten auftreten.

Es wird nunmehr zunächst unsere Aufgabe sein, nach etwaigen Gesetzmäßigkeiten zu suchen, nach denen sich die Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite, denen wir ja wegen ihrer besonderen äußeren Verhältnisse in erster Linie unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollten, von denen der anderen Organe unterscheiden oder ihnen gleichen. Sodann wird uns aber noch die Frage zu beschäftigen haben, welche ökologischen oder sonstigen Faktoren die allgemeinen Merkmale und Abweichungen hervorgerufen haben können.

Die Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite im Vergleich mit denen des Stengels und der Scheidenaußenseite.

Bevor wir uns nun der ersten Hauptaufgabe unserer Arbeit zuwenden, müssen wir uns zunächst fragen, mit welchen Spaltöffnungen wir denn diejenigen des Rhizoms und der Scheideninnenseite in Parallele setzen dürfen. Da ist es wohl für das Rhizom, den unterirdischen Stengelteil, nicht zweifelhaft, daß hierfür zum Vergleich der morphologisch gleichwertige oberirdische Stengel heranzuziehen ist. Und auch für die Scheideninnenseite erledigt sich die Frage sehr leicht, weil wir in der Außenseite des gleichen Organs die gewünschte Parallele zum Vergleich der Spaltöffnungen besitzen. Dennoch durfte diese Feststellung auf keinen Fall unterbleiben, da wir in einem späteren Kapitel noch sehen werden, daß die Vernachlässigung dieses Punktes bisweilen zu recht fragwürdigen Resultaten führen kann.

Bei dem nunmehr genauer durchzuführenden Vergleich der Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite mit denen der entsprechenden frei liegenden Teile wollen wir zunächst ihre Lage zur Epidermis untersuchen, da diese es gerade ist, welche die Spaltöffnung in hohem Maße charakterisiert. Sodann aber wird es uns auch nicht weniger interessieren, inwieweit sich Abweichungen oder Übereinstimmungen in der Ausbildung der Schließzellen selbst finden.

Die Lage des Spaltöffnungsapparates zur Epidermis.

Für die Spaltöffnungen des Rhizoms können wir unsere Erfahrungen dahin zusammenfassen, daß sie das Bestreben zeigen, die gleiche Höhe der Epidermisaußenwand zu erlangen oder diese um ein minimales Stück zu überragen. Im letzten Falle liegen sie dann gewöhnlich auf der Höhe sanfter Gewebekuppen, die von den Schließzellen selbst und den Nachbarzellen gebildet werden.

Zeigen nämlich die Spaltöffnungen des Stengels oder Blattstiels, die ja zum Vergleich herangezogen werden müssen, eine Einsenkung, so finden wir sie am Rhizom gewöhnlich in gleicher Höhe mit der Epidermis oder diese minimal überragend. So ist es bei *Petasites niveus* (Fig. 3), *Polygonatum* (Fig. 6), *Psamma arenaria* und *Ps. baltica.* Nur bei *Eryngium* und *Convallaria* wird die Höhe der Epidermis am Rhizom nicht ganz erreicht, und die Spaltöffnungen erscheinen somit noch eingesenkt, übrigens bei *Eryngium* bei weitem nicht so stark wie am Stengel. Eine tiefere Einsenkung wie am Stengel kam nie zur Beobachtung. — Liegen die Spaltöffnungen des Stengels dagegen in gleicher Höhe mit der Epidermis, so tritt am Rhizom der Lage nach gewöhnlich kaum eine Veränderung ein. Als Beispiel hierfür mögen folgende Pflanzen dienen: *Oxalis* (Fig. 1), *Circaea*, *Petasites albus*, *Festuca*, *Calamagrostis*, *Saponaria*, *Physalis Alkekengi.* Nur bei *Lysimachia* (Fig. 5), bei der die Spaltöffnungen des unteren Stengelteils in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen, sind sie am Rhizom bedeutend emporgehoben. — Finden wir endlich die Spaltöffnungen des Stengels auf der Spitze weit hervorragender Papillen wie bei *Tussilago* (Fig. 2), *Petasites officinalis* oder *Arum* (Fig. 7), so ist diese lokale Erhebung am Rhizom entweder viel unbedeutender, wie es bei *Petasites* der Fall ist, oder es liegen die Spaltöffnungen sogar in gleicher Höhe mit der Epidermis, wie es die beiden anderen Pflanzen zeigen.

Ähnliche Verhältnisse wie an den Rhizomen finden wir auch, wenigstens in den wenigen von mir untersuchten Fällen, bei den Niederblättern. Ihre Spaltöffnungen gleichen der Form nach bald denen des Stengels, bald nehmen sie eine Mittelform zwischen denen der Stengel und der Blätter ein[1]). Nur bei *Polygonatum* und *Convallaria* finden wir sie in einer geringen Einsenkung, die wenigstens bei der letzten Pflanze hinter derjenigen am Laubblatt oder gar am Stengel weit zurückbleibt. In gleicher Höhe mit der Epidermis liegen die Spaltöffnungen bei *Arum*, *Gratiola* und teilweise auch bei *Oxalis* und *Lysimachia;* bei diesen beiden letzten Pflanzen können sie aber auch, je nachdem sie der Innen- oder Außenseite angehören, die Epidermis um ein minimales Stück überragen, wie wir es auch am Rhizom nicht selten finden.

Untersuchen wir jetzt die Innenseite der Blattscheiden, so finden wir hier ziemlich ähnliche Verhältnisse. Auch hier herrscht im allgemeinen die Neigung, die Höhe der Epidermis zu erlangen. Ein Überragen derselben habe ich nie beobachtet.

Liegen die Spaltöffnungen auf der Außenseite der Scheide eingesenkt, so liegen sie auf der Innenseite im allgemeinen der Epidermisoberfläche näher. Diese wird vollkommen erreicht bei *Mischanthus sinensis*, *Chamaedorea concolor*, *Eryngium* (Fig. 9) und *Convallaria* (Fig. 8), jedoch nur fast bei *Psamma arenaria*. Die gleiche Lage auf Außen- und Innenseite zeigt sich bei *Psama baltica* und *Thapsia*, wo die Spaltöffnungen also beiderseits etwas eingesenkt liegen. Die entgegengesetzte Tatsache, daß die Einsenkung auf der Innenseite stärker ist, finden wir nur bei *Calamagrostis*. — Liegen die Spaltöffnungen der Außenseite in gleicher Höhe mit der Epidermis, so ist es im allgemeinen ebenso auf der Innenseite. Als Beispiel hierfür diene: *Polygonum*, *Zea Mays* (Fig. 12), *Chamaedorea Karvinskiana* und *Cyperus alternifolius*. Die einzige Ausnahme hiervon bildet *Festuca* (Fig. 10), bei der die Spaltöffnungen der Innenseite eine Einsenkung erfahren. — Finden wir endlich die Spaltöffnungen der Außenseite emporgehoben, sei es nur minimal wie bei *Archangelica* oder gar auf der Spitze hoher Papillen wie bei *Petasites officinalis*, so liegen sie auf der Innenseite in der Höhe der Epidermisaußenwand.

1) Da ich im einzelnen nicht verfolgt habe, ob die Niederblätter der untersuchten Pflanzen aus der ganzen Blattanlage oder nur aus dem Blattgrunde hervorgehen, so war ein Vergleich mit den entsprechenden entwickelten Organen nicht durchführbar.

Dem Rhizom gegenüber besteht hier auf der Scheideninnenseite der einzige Unterschied also nur darin, daß die Epidermis wenigstens bei allen hier untersuchten Fällen niemals von der Spaltöffnung überragt wird. Sonst zeigt sich auch hier das Bestreben, einen Ausgleich nach der Epidermisaußenfläche hin zu erzielen.

Die Ausbildung der Schließzellen.

Untersuchen wir nunmehr auch, welche gemeinsamen Unterschiede sich, abgesehen von ihrer Lage zur Epidermis, in dem Bau der Spaltöffnungen selbst zeigen und zwar zunächst die primären, schon bei ihrer Anlage ausgebildeten. Später erst sollen im Zusammenhang jene sekundären Veränderungen besprochen werden, die erst nachträglich hervorgerufen sind. Daß sich allerdings nicht in allen Fällen eine scharfe Trennung durchführen läßt, braucht wohl kaum noch besonders hervorgehoben zu werden.

Primäre Unterschiede.

Da für diese Frage die Blattscheiden klarere Verhältnisse aufweisen, wollen wir uns ihnen zunächst zuwenden. Da läßt sich zuerst als fast allgemein feststehende Tatsache beweisen, daß die Spaltöffnungen der Innenseite einen viel feineren Bau besitzen als die der Außenseite. Die Bauchwände, besonders aber die Außen- und Innenwände der Schließzellen sind viel zarter. Dieses tritt natürlich dann besonders in die Erscheinung, wenn die Spaltöffnungen der Scheidenaußenseite recht starke Wände besitzen; es tritt zurück, wenn sie schon dort recht zart sind. Als besonders geeignete Beispiele, die zartere Konstruktion der Schließzellen auf der Scheideninnenseite zu zeigen, mögen folgende Pflanzen dienen: *Polygonum*, *Eryngium* (Fig. 9), *Chamaedorea Karvinskiana*, *Archangelica*, *Cyperus alternifolius*, *Thapsia*, sodann einige Gräser wie *Psamma arenaria*, *Ps. baltica*, *Festuca* (Fig. 10) und *Zea Mays* (Fig. 12). Während nun aber bei den erstgenannten Pflanzen die äußeren Konturen der Spaltöffnungen der Innenseite im allgemeinen denen an der Außenseite gleichen und der zartere Bau der Schließzellen allein durch Vergrößerung der Lumina erreicht wird, ist es bei den letztgenannten Gräsern anders. Hier zeigt uns das Querschnittsbild auch eine andere Form, so daß wir es hier scheinbar mit ganz anderen Spaltöffnungen zu tun haben als auf der Außen-

seite. Dort sind die Schließzellen sehr hoch und schmal und besitzen in ihrer Mitte ein äußerst enges, quergestelltes Lumen; auf der Scheideninnenseite sind sie dagegen ungefähr so breit wie hoch und zeigen ein bedeutenderes Lumen. Während dieses jedoch bei *Calamagrostis* fast noch so eng ist wie auf der Außenseite, so daß der Bau der Schließzellen nur deshalb zarter erscheint, weil diese hier bei weitem nicht so hoch sind, so nimmt das Lumen bei *Psamma baltica* und *Festuca* aber bedeutend an Größe zu und erreicht dann bei *Ps. arenaria* und *Zea Mays* seine größte Ausdehnung. Bei dieser letzten Pflanze finden wir ja auch insofern den extremsten Fall der Abweichungen zwischen den Spaltöffnungen der beiden Scheidenseiten, als sich hier, wie schon früher genau ausgeführt wurde, völlig verschiedene Funktionsweisen herausgebildet haben.

Zum Schluß verdient vielleicht noch eine andere Tatsache, die mir verschiedentlich aufgestoßen ist, erwähnt zu werden, weil sich eine Parallele hierzu bei den Rhizomen wiederfindet. In verschiedenen Fällen, wie bei *Eryngium*, *Polygonum*, *Cyperus alternifolius*, *Psamma arenaria* und *Zea Mays*, also zum großen Teil bei jenen Pflanzen, die auch den zarten Bau der Schließzellen auf der Scheideninnenseite aufweisen, sind die Spaltöffnungen hier teilweise sogar bedeutend größer als auf der Außenseite.

Wenden wir uns nun, an diese Tatsache anknüpfend, der Betrachtung der Rhizome zu, so finden wir auch hier, daß die Spaltöffnungen auf dem Rhizom oft größer sind als am Stengel, so z. B. bei *Oxalis*, *Petasites niveus*, *Polygonatum*, *Physalis Alkekengi*, *Festuca* und *Calamagrostis*.

Die für die Scheideninnenseite festgestellte Tatsache, daß dort die Schließzellwände zarter sind als auf der Außenseite, findet hier am Rhizom dem oberirdischen Stengel gegenüber keine Parallele. Im allgemeinen herrscht vielmehr in der Stärke der Schließzellwände an den beiden Teilen eine große Übereinstimmung, und nur äußerst selten finden wir einmal eine Ausnahme hiervon. — Im übrigen sind die primären Unterschiede zwischen den Spaltöffnungen des Rhizoms und Stengels, die im speziellen Teil genauer besprochen worden sind, sehr verschiedener Art, so daß es nicht möglich ist, sie allgemeinen Gesichtspunkten unterzuordnen. Immerhin sei jedoch darauf hingewiesen, daß am Rhizom die Tendenz zu herrschen scheint, auch die inneren Hörnchen der Schließzellen etwas stärker herauszudifferenzieren, wie es die Rizome von *Tussilago* (Fig. 2 D)

und *Petasites niveus* (Fig. 3 B) und in geringerem Maße auch das von *Arum maculatum* zeigen.

Sekundäre Unterschiede.

Untersuchen wir nunmehr, inwiefern sich die Spaltöffnungen noch nachträglich verändern, so ist ganz allgemein zu sagen, daß sich in vielen Fällen das Bestreben der Pflanze zeigt, die Spaltöffnungen an diesen Stellen noch nachträglich in ihrer Funktion zu beschränken oder sie ganz auszuschalten. Diese Tendenz findet in anderer Weise ihren Ausdruck auch darin, daß die Spaltöffnungen hier oft von vornherein ganz fehlen. So habe ich sie nie gefunden an den Rhizomen von *Carex arenaria*, *Asarum Europaeum*, *Lysimachia verticillata*, *Euphorbia Cyparissias* u. a., sowie auch niemals auf der Scheideninnenseite von *Tradescantia discolor* und *Tr. cebrina*, *Luzula vernalis* und *L. albida*, *Allium carinatum* und *A. Victorialis*, *Gentiana cruciata*, *Aechmea Weilbachii* und vielen anderen. — Die angewandten Mittel, die Ausschaltung noch nachträglich zu erreichen, sind verschieden. Da sie aber am Rhizom, an den Niederblättern und auf der Scheideninnenseite im allgemeinen derselben Natur sind, so mögen sie für diese verschiedenen Organe doch zu gleicher Zeit nebeneinander besprochen werden.

In einer großen Reihe von Fällen finden wir Einlagerungen von wachs- oder harzartigen Substanzen, welche den Porus verstopfen, indem sie bald Vor- oder Hinterhof, bald aber auch außerdem noch die ganze innere Atemhöhle anfüllen. Während sich nun mitunter wie etwa bei *Tussilago* und den jungen Stadien von *Polygonatum* die Pflanze hiermit begnügt, so gehen aber oft nebenher noch bedeutende Veränderungen vor sich. Es sterben die Schließzellen frühzeitig ab; sie verlieren ihren Inhalt, werden kollabiert, um nun verklebt mit den wachsartigen Einlagerungen einen festen Verschluß nach außen hin zu bilden. Solche Fälle zeigen sich am Rhizom von *Psamma arenaria* und *Ps. baltica*, am Niederblatt von *Convallaria* und auf der Scheideninnenseite von *Archangelica*. Besonders hervorgehoben sei noch, daß das Absterben der Schließzellen durchaus lokal vor sich geht, daß die Zellen der übrigen Epidermis zu jener Zeit also noch vollkommen unversehrt sind.

Ein anderes Mittel, die Spaltöffnungen noch nachträglich zu verschließen, nimmt wohl seinen Ausgang von der Tatsache, die

schon im vorigen Kapitel hätte erwähnt werden können, daß die Atemhöhle an diesen Teilen der Pflanzen oft außerordentlich stark reduziert ist. Beispiele hierfür liefern die Rhizome von *Tussilago*, *Petasites niveus* und *P. officinalis*, *Eryngium*, *Polygonum* und *Arum*, ferner die Niederblätter von *Oxalis* und *Polygonatum* und endlich die Scheideninnenseiten von *Archangelica* und *Thapsia*. In vielen Fällen tritt nun ein fester Verschluß der Spaltöffnungen dadurch ein, daß die Zellen, welche die Atemhöhe begrenzen, in diese hineinwachsen und eine Zelle sogar zwischen die Schließzellen dringt und so den Porus fest verschließt. Dieses habe ich in einem Falle am Rhizom von *Eryngium* beobachtet, viel häufiger aber dann am Rhizom von *Petasites officinalis*, *Circaea*, *Lysimachia* und *Polygonatum* (Fig. 6 D) und ferner auf der Scheideninnenseite von *Thapsia*.

Nun bleibt jedoch häufig am Rhizom das Wachstum der unter den Spaltöffnungen liegenden Zellen nicht dabei stehen, daß sie durch ihr Hineinwachsen in die Atemhöhle den Porus verschlossen haben. Vielmehr treten nun in diesen Zellen von neuem Teilungen auf; die Epidermis wird durch die Gewebezunahme lokal emporgehoben und zerreißt, so daß endlich Gebilde entstehen, die dem äußeren Aussehen nach den Lenticellen gleichen, sich von ihnen aber, wie ich nachweisen konnte, meistens grundsätzlich dadurch unterscheiden, daß keine Luftlücken vorhanden sind. In diesen Fällen handelt es sich also scheinbar um eine Art Wundkorkbildung. Während sich nun bei *Petasites officinalis* zuweilen solche Gebilde fanden, die noch Luftkanäle zeigten, und neben diesen jene Korkgewebe bestanden, die keine Luftlücken aufweisen (Fig. 4 B), so habe ich bei *Circaea*, *Lysimachia* und *Polygonatum* nie Intercellulargänge gefunden. Diese drei Pflanzen bilden in der Folge, wie sie genannt sind, eine Reihe, in der sich die Steigerung des lokalen Verschlusses durch diese Wundkorkbildung bis zum extremsten Fall verfolgen läßt. Während nämlich bei *Circaea* diese Bildungen nicht allein an die Spaltöffnungen gebunden sind, sondern die Pflanze auch auf geringfügige Verwundungen gewöhnlicher Epidermiszellen hin mit einer gleichen Wundkorkbildung reagiert, so zeigt die Untersuchung von *Lysimachia*, daß hier diese Bildung ganz spezifisch nur unter den Spaltöffnungen auftritt. Während jedoch bei dieser Pflanze hierdurch gewissermaßen die allgemeine Bildung des Periderms eingeleitet wird, in das sich die Kuppen des Wundkorkes dann seitlich fortsetzen, so bleibt bei *Polygonatum*

die Korkbildung auch weiterhin noch vollkommen lokal auf die Spaltöffnungen beschränkt. Die ganze übrige Epidermis bleibt noch unversehrt, da Peridermbildung erst sehr spät eintritt. So werden dann unterhalb der Spaltöffnungen ganz lokal charakteristisch linsenförmige Partien lückenloser Korkreihen gebildet, die sich bis in die Epidermis hinein fortsetzen, indem deren Zellen fast radiär geteilt werden.

Anhang. Einige Vergleichsmomente für die Spaltöffnungen der oberirdischen Teile. Im Anschluß an die Befunde über die Unterschiede der Spaltöffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite denen der entsprechenden freiliegenden Teile gegenüber möchte ich nun, wenn es auch nicht zu meiner engeren Aufgabe gehört, noch kurz einige Punkte erwähnen, die sich beim Vergleich der oberirdischen Teile ergeben haben.

Die Spaltöffnungen des Stengels und Blattstiels gleichen sich fast ohne Ausnahme. Stellen wir ihnen die der Blätter gegenüber, so werden wir auch bei großer Verschiedenheit in der Form doch im allgemeinen finden, daß diejenigen des Stengels die bedeutendere Größe besitzen und ferner die Wände der Schließzellen stärker entwickelt haben. Nur sehr selten finden wir einmal eine Ausnahme hiervon. In der Form und Funktionsweise stimmen beide Arten bisweilen völlig überein, bisweilen zeigen sie aber auch nicht die geringste Ähnlichkeit miteinander.

Vergleichen wir ferner die Spaltöffnungen der Scheidenaußenseite mit denen der übrigen Teile der Pflanze, so zeigt sich, daß sie der Form nach ohne Ausnahme denen des Stiels oder Stengels gleichen, was sich nach der Ausbildung der Scheiden auch erwarten ließ, da diese in ihrem ganzen morphologischen und sonstigen anatomischen Bau besonders gerade an der Außenseite große Ähnlichkeit mit dem Stengel aufweisen.

Ökologische Bedeutung der Spaltöffnungsunterschiede und ihre etwaigen Ursachen.

Nunmehr wird es noch unsere Aufgabe sein zu untersuchen, welche Bedeutung und Ursachen den gefundenen Unterschieden zugrunde liegen. Um die etwaige ökologische Bedeutung einer Spaltöffnungsform verstehen zu können, müssen wir uns zunächst einmal klar zu machen suchen, in welcher Weise Klima und Lebens-

bedingungen zu wirken pflegen. Da zeigt sich nun, daß sich die Spaltöffnungen xerophiler Pflanzen neben dem starken Bau der Schließzellen besonders durch ihre oft recht tiefe Einsenkung unter die Epidermis auszeichnen. Daß hierdurch ein Schutz der ganzen Pflanze gegen zu starke Transpiration und zugleich ein Schutz für die nunmehr in feuchter Umgebung befindlichen Schließzellen erreicht wird, ist wohl kaum zweifelhaft. Bei Pflanzen feuchterer Standorte nun, die dieses Schutzes nicht bedürfen, liegen die Spaltöffnungen dementsprechend im allgemeinen auch nicht eingesenkt, sondern in gleicher Höhe mit der Epidermis. Im extremen Fall ragen sie sogar teilweise bedeutend über die Epidermis hervor, was allerdings auch bei Pflanzen trocknerer Standorte vorkommen kann, wenn alle Spaltöffnungen sich im Innern windstiller Höhlen befinden. Für diese letzten Tatsachen müssen wir uns nun allerdings allein mit der Feststellung begnügen, da eine einwandfreie Erklärung hierfür noch nicht gefunden ist.

Untersuchen wir nun einmal, welche äußeren Verhältnisse am Rhizom und in der Scheide im Gegensatz zu den übrigen Organen herrschen und wie der geschilderte Befund hiermit in Einklang zu bringen ist. Da ist es wohl nicht zweifelhaft, daß sowohl in der Scheide wie am Rhizom im allgemeinen stets relativ feuchte Luft vorhanden ist, daß wenigstens die Schwankungen des Feuchtigkeitsgehaltes hier viel unbedeutender sind als an der freien Luft und niemals ein solches Minimum entstehen wird, daß die Transpiration eine Gefahr drohende Höhe erreicht. Dementsprechend finden wir nun ja auch tatsächlich, daß die Spaltöffnungen beider Teile nach Möglichkeit die Höhe der Epidermisoberfläche einzunehmen suchen und die Schließzellen, wenigstens soweit es die Scheideninnenseiten betrifft, einen feineren Bau aufweisen, was auch dem ganzen zarteren Bau der übrigen Epidermis entspricht. Das Rhizom zeigt außerdem noch insofern einige Beziehungen zu den Befunden, wie wir sie sonst bisweilen in windstillen Höhlen antreffen, als hier die Spaltöffnungen häufig ein wenig hervorgewölbt sind. Haben also tatsächlich die bisherigen Vergleiche im allgemeinen ähnliche Parallelen ergeben, wie sie zwischen Klima und Lebensbedingungen einerseits und Spaltöffnungsform andererseits bestehen, so dürfen wir für unsere speziellen Betrachtungen jedoch nicht vergessen, daß sich auch rein mechanische Faktoren geltend machen werden. So ist es denn auch zu verstehen, daß sich der extreme Fall, die Epidermis auf der Spitze hoher Papillen weit zu überragen, bei den Spalt-

öffnungen des Rhizoms und der Scheideninnenseite nicht findet. Innerhalb der Scheide würden sie wohl wegen Raummangels sehr leicht durch den noch wachsenden, eng anliegenden Stengel zerdrückt werden; auf dem Rhizom aber würden die Spaltöffnungen bei dieser Lage besonders leicht mechanischen Verletzungen durch den umgebenden Boden ausgesetzt sein. Des gleichen Grundes wegen ist es auch zu verstehen, daß sich der zarte Bau der Schließzellen wie auch der ganzen Epidermis, wie wir ihn bei feuchter Umgebung oft finden, am Rhizom, dem gefährdetsten Teile in bezug auf äußere Verletzung, nicht zeigt.

Wenden wir uns nunmehr den Ursachen zu, welche die Abweichungen der Spaltöffnungen hervorgerufen haben können, so läßt sich allerdings Sicheres hierüber nicht sagen. Wenn wir auch wohl in erster Linie die Transpirationsverhältnisse für die Unterschiede verantwortlich zu machen haben, so wirken doch sicher auch noch andere, in der Organisation der Pflanze begründete, innere Faktoren mit. Unter ihnen spielen meines Erachtens vor allem Beziehungen zwischen Spaltöffnungen und Epidermis, aus der sie ja hervorgehen, eine bedeutende Rolle für die Gestaltung des Spaltöffnungsapparates. Allem Anschein nach kann ihr Einfluß sogar so weit gehen, daß uns ökologische Anpassungsformen vorgetäuscht werden, die in Wirklichkeit mit ökologischen Verhältnissen nichts zu tun haben. Ein Beispiel hierfür liefert uns zunächst der schon besprochene Fall von *Psamma baltica*, wo wir auf der Blattoberseite unmittelbar nebeneinander flach gelegene und tief eingesenkte Spaltöffnungen finden (Fig. 11). Im inneren Winkel der Längsrinnen, die sich auf der Oberseite der Blätter befinden, haben die Epidermiszellen einen viel größeren Umfang erreicht als an den anderen Stellen, da sie hier die Funktion von Gelenken übernommen haben. Die Spaltöffnungen jedoch, die in ihrem Bereich liegen, haben keine Größenzunahme erfahren, sind vielmehr so klein geblieben wie an den anderen Stellen und haben ihre Lage in bezug auf die innere Kontur der Epidermis nicht verändert. Die als Gelenkzellen ausgebildeten Epidermiszellen sind also gewissermaßen nach außen über die Spaltöffnungen hinausgewachsen, und somit liegen diese hier tief eingesenkt, während sie in unmittelbarer Nähe zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen mit deren Oberfläche abschneiden. Von einer besonderen Anpassung an die Transpiration kann hier bei den tief eingesenkten Spaltöffnungen natürlich nicht die Rede sein, weil sie hier in den Winkeln von vornherein viel geschützter

liegen als am Rande, wo wir die flachen finden. Die Einsenkung kommt also dort eben nur deshalb zustande, weil die Epidermiszellen dort aus besonderen Gründen anders gestaltet sein müssen als an den anderen Stellen.

Ähnliche Verhältnisse scheinen mir weiterhin in einer Reihe von Gräsern zu herrschen. Wenn wir nämlich auf den Außenseiten der Scheiden von *Psamma arenaria*, *Ps. baltica*, *Festuca* und *Calamagrostis* geringe Verschiedenheiten in der Lage der Spaltöffnungen zur Epidermis finden, so werden wir immerhin mit der Möglichkeit rechnen können, daß sich diese eventuell auf äußere Faktoren zurückführen lassen. Wenn wir nun aber auf den Scheideninnenseiten derselben Pflanzen bald eine flachere Lage, bald aber sogar noch eine bedeutend stärkere Einsenkung finden als auf der Außenseite, so ist eine Erklärung auf Grund äußerer Verhältnisse ganz unmöglich, da diese bei den betrachteten Pflanzen innerhalb der Scheide annähernd gleich sein müssen. Eine gewisse Aufklärung über die verschiedene Tiefe der Einsenkung finden wir jedoch, wenn wir die Verschiedenheit der Höhe der Epidermiszellen in Betracht ziehen. In der Bezeichnung „Einsenkung“ liegt schon begriffen, daß man für einen Vergleich der Lage der Spaltöffnungen gewöhnlich die Epidermisaußenwand als festliegend annimmt. Sehen wir nun aber einmal deren Innenwand als festgelegten Ausgangspunkt an, so zeigt sich, daß ihr gegenüber die Spaltöffnungen der angeführten Gräser vollkommen gleich gelegen sind, d. h. die Mitte der Schließzellen liegt in der Höhe der inneren Epidermiswand (Fig. 14). Da nun aber die Epidermiszellen von *Psamma arenaria* an in obiger Reihenfolge bis *Calamagrostis* an Höhe zunehmen, die Größe der Schließzellen aber unverändert bleibt, so muß natürlich auch die Höhe der Einsenkung in entsprechendem Maße zunehmen, wie es ja auch der tatsächliche Befund bestätigt. Der Unterschied

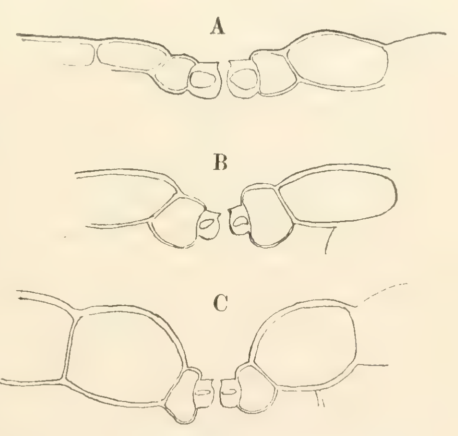


Fig. 14. Spaltöffnungen auf der Innenseite der Blattscheiden. A Von *Psamma arenaria*, B *Psamma baltica*, C *Calamagrostis Epigeios*.

in der Lage der Spaltöffnungen liegt also allein in der verschiedenen Ausbildung der Epidermiszellen begründet, die ja in jedem Falle von der Individualität der Pflanzenart abhängig ist.

Während wir in den bisher besprochenen Beispielen Fälle betrachteten, bei denen die Spaltöffnungen nicht den Veränderungen der übrigen Epidermiszellen gefolgt sind, finden wir andererseits auch solche, wo sie sich innerhalb gewisser Grenzen korrelativ in gleichem Sinne verändert haben[1]). So erinnere ich zunächst daran, daß im allgemeinen die Rhizome und Scheideninnenseiten im Vergleich mit den Stengeln und Scheidenaußenseiten zugleich mit den größeren Epidermiszellen auch die größeren Spaltöffnungen aufweisen. Ferner entspricht dem feineren Bau der Epidermis der Scheideninnenseite gegenüber demjenigen der Außenseite die Tatsache, daß auch die Schließzellen innen im allgemeinen dünnere Wände besitzen, wobei allerdings unentschieden bleiben muß, inwieweit äußere Faktoren direkt auf die Schließzellen selbst in gleicher Weise eingewirkt haben wie auf die übrigen Epidermiszellen.

Ein ähnlicher inniger Zusammenhang zwischen den Spaltöffnungen und den übrigen Epidermiszellen scheint mir auch in dem bei *Zea Mays* (Fig. 12) besprochenen Fall vorzuliegen, wo wir ja Liliaceen- und Gramineen-Typus bei den Spaltöffnungen desselben Organs vorfinden. Betrachten wir nämlich den ganzen Spaltöffnungsapparat im Zusammenhang mit der übrigen Epidermis, so zeigen sich folgende Verhältnisse. Auf der Scheidenaußenseite finden wir lange und besonders schmale Epidermiszellen, die ja für die Gramineen im allgemeinen typisch sind. In ihnen liegen nun die langen, schmalen Gramineenspaltöffnungen, die zusammen mit ihren recht winzigen Nebenzellen die Gestalt einer länglichen Ellipse zeigen. Auf der Scheideninnenseite finden wir dagegen gewaltige Epidermiszellen, deren Breite derjenigen auf der Außenseite gegenüber etwa um das Dreifache zugenommen hat, während die Länge etwa die gleiche geblieben ist. Demgemäß haben nun auch die Nebenzellen der Spaltöffnungen, die hier den Liliaceentypus zeigen, bedeutend an Breite zugenommen, so daß die Form des ganzen Spaltöffnungsapparates nunmehr die Gestalt eines niedrigen, breiten Rechtecks

1) Daß die Spaltöffnungen übrigens im allgemeinen für Veränderungen nicht so leicht zugänglich sind wie die übrigen Epidermiszellen, wird man verstehen können, wenn man bedenkt, daß ihre Funktionsfähigkeit immerhin gewisse feststehende Konstruktionsprinzipe voraussetzt.

erhalten hat. Ähnliche Verhältnisse finden wir auch an der Keimscheide. Nur ist hier die Verbreiterung der Epidermiszellen auf der Innenseite nicht so stark wie bei der Scheide. Dennoch ist auch dort die Form des Apparates annähernd dieselbe wie auf der Scheideninnenseite. Denn hier sind ebenfalls die Nebenzellen verhältnismäßig groß und breit, da die Schließzellen selbst etwas geringere Dimensionen aufweisen.

Die soeben an ein und derselben Pflanze festgestellten Beziehungen zwischen der Form der Epidermiszellen und dem Typus der Spaltöffnung legen uns den Gedanken nahe, daß der Gramineentypus nicht nur ein für gewisse Pflanzengruppen, Gramineen und Cyperaceen, charakteristisches Organisationsmerkmal darstellt, sondern auch als Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis aufzufassen ist. Daß nämlich gerade dieser Typus an und für sich schon schmaler Spaltöffnungen für eine Epidermis mit schmalen Zellen besonders geeignet ist, lehrt auch die einfache Betrachtung des Mechanismus (Fig. 15). Dieser ermöglicht nämlich dadurch, daß die Wände der Schließzellen infolge ihrer Verdickungen annähernd parallel auseinandertreten, schon bei geringem Auseinanderweichen der Schließzellen eine relativ viel weitere Öffnung des Porus als beim Liliaceentypus, ist also gerade für enge Raumverhältnissez wischen schmalen Epidermiszellen mit biegungsfesten Wänden, wie sie bei den Gräsern ganz gemein sind, vorzüglich geeignet. — Ausgedehntere Untersuchungen in der angegebenen Richtung dürften weitere Aufschlüsse in dieser Frage ergeben.

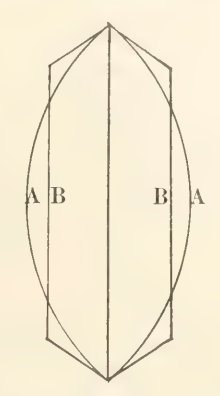


Fig. 15. Schema der Spaltöffnungsporen einer Liliaceen- (A) und einer Gramineen-Spaltöffnung (B), welches zeigt, daß letztere schon bei viel geringerem seitlichen Auseinanderweichen die gleiche Öffnungsweite erreicht wie die erste.

Anhang. Einige Bemerkungen zu O. Porschs Ausführungen über: Spaltöffnungsapparat und biogenetisches Grundgesetz.

In einem Abschnitt eines früher schon genannten Werkes: „Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie“ weist O. Porsch auf einige Unterschiede hin, die er zwischen den

Spaltöffnungen von Keimlingen und ausgewachsenen Pflanzen gefunden hat, und sucht für sie eine Erklärung im Sinne des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes. Verschiedene im Laufe meiner Untersuchungen gemachte Beobachtungen veranlassen mich, zu dieser Ansicht Stellung zu nehmen. Meine eigenen Untersuchungen beschränken sich allerdings nur auf die schon mehrfach erwähnte *Zea Mays* und einige eigens hierzu untersuchte *Acacia*-Arten, zwei Fälle, die innerhalb der immerhin beschränkten Zahl von Beispielen Porschs mit zu den charakteristischsten gehören. — Zunächst habe ich darauf hinzuweisen, daß Porsch ganz allgemein die Spaltöffnungen völlig verschiedener Organe wie etwa der Keimscheide und des Laubblattes oder des Phyllodiums und der Blattspreite untereinander vergleicht, ohne sich dessen bewußt zu sein, daß in der verschiedenen Organisation dieser Teile schon genug Grund für eine andersartige Ausbildung der Spaltöffnungen liegt, eine Parallele ohne weiteres also nicht gestattet ist, wie es auch meine Untersuchungen gezeigt haben.

Wenden wir uns nun den beiden Einzelbetrachtungen zu. Porsch fand auf der Keimscheide von *Zea Mays* gleiche Übergangsstadien zwischen Gramineen- und Liliaceentypus, wie ich sie für die Spaltöffnungen auf der Innenseite aller Blattscheiden beschrieben habe. Da er nun auf der Blattspreite, mit der er die Keimscheide verglich, diesen Typus nicht fand, so glaubte er den nach seiner Ansicht auf die Keimpflanze allein beschränkten Liliaceentypus als den im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes phylogenetisch älteren Typus ansehen zu müssen. Meine Untersuchungen zeigen die Haltlosigkeit dieser Auffassung, da wir überall innerhalb der Scheiden diesen Typus wiederfinden. Eher könnte man sogar annehmen, daß der Gramineentypus hier der ursprünglichere ist und sich innerhalb der Blattscheiden und an der Keimscheide infolge besonderer Einflüsse zum Liliaceentypus umgewandelt hat, der sich in ganz reiner Form ja nur selten zeigt.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem für *Acacia* angeführten Beispiel. Die Phyllodien zeigen in vielen Fällen einen xerophileren Bau der Spaltöffnungen als die Fiederblättchen. Nun nimmt Porsch an, daß die Spaltöffnungen der Phyllodien sich erst in späteren Perioden infolge gesteigerter Trockenheit entwickelt haben und somit der Typus der an den Blättchen einer Keimpflanze vertretenen Spaltöffnungen den phylogenetischen Vorläufer des anderen bildet. Nach seinen Angaben gleichen die Spaltöffnungen auf dem Blatt-

stiel des Keimlings von *A. heterophylla*, die er zum Vergleich jedoch nur nebensächlich heranzieht, im allgemeinen denen der Fiederblätter. Nach meinen eigenen für *A. longifolia* und *A. verticillata* angestellten Untersuchungen gleichen die Spaltöffnungen des noch nicht abgeflachten Blattstiels der Keimpflanzen wenigstens im unteren Teil denen des Phyllodiums. Der Spaltöffnungsapparat der letzteren ist somit bereits an den jungen Keimpflanzen und zwar gerade an den morphologisch gleichwertigen Teilen neben dem anderen der Blattspreite vorhanden. Für eine phylogenetische Ableitung beziehungsweise Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes bleibt somit hier gar kein Platz.

Eine Parallele hierzu finden wir übrigens auch bei der Gattung *Euphorbia*, bei der sich nach H. C. Dommel zwei verschiedene Arten von Spaltöffnungen ganz unabhängig von Klima und Standort finden, eine am Stengel und die andere an den Blättern. Fehlen nun wie bei den xerophilen Euphorbien die Blätter, so ist dementsprechend nur die eine Art vorhanden[1]).

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Vielgestaltigkeit in der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates erweist sich an den vegetativen Teilen der Pflanzen so mannigfach, daß in verschiedenen Fällen fast jedes Organ seinen besonderen Typus besitzen kann. Besonders abweichende Spaltöffnungen finden wir am Rhizom und der Scheideninnenseite. Diese Unterschiede beruhen teilweise auf Anpassung an die hier anders gearteten Lebensbedingungen, teilweise aber auf dem Prinzip, die Spaltöffnungen hier auszuschalten, sei es, daß sie von vornherein ganz fehlen oder schon bei ihrer Anlage funktionslos sind oder erst nachträglich außer Funktion gesetzt werden.

Weiterhin glaube ich in einigen Fällen Korrelationen zwischen Spaltöffnungen und Epidermis gefunden zu haben der Art, daß Lage, Größe und Wandstärke der Schließzellen, ja eventuell der Funktionstypus des ganzen Spaltöffnungsapparates mehr oder minder von gewissen Eigenschaften der Epidermis abhängt. Dieser Punkt führte sodann zur Auffassung, daß der Gramineentypus nicht nur ein für gewisse Pflanzengruppen charakteristisches Organisations-

1) Nach einer persönlichen, noch nicht veröffentlichten Mitteilung von H. Stade liegen die Verhältnisse in der Verteilung der beiden Arten allerdings komplizierter.

merkmal darstellt, sondern auch als eine Anpassungsform an bestimmte Bauverhältnisse der Epidermis aufgefaßt werden kann.

Eine Anwendung des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes zur Erklärung von Spaltöffnungsunterschieden im Sinne O. Porschs erscheint nach den von mir untersuchten Beispielen nicht begründet.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Kiel ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke sowie Herrn Prof. Dr. Nordhausen für die Anregungen und Ratschläge, durch welche sie mich in meiner Arbeit unterstützt haben, an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Trockensubstanz, Stickstoff und Mineralstoffe von Baumarten während einer Vegetationsperiode.

Von

E. Ramann und H. Bauer.

Untersuchungen über das Verhalten der Baumarten beim Austriebe im Frühlinge sind ziemlich zahlreich ausgeführt worden; es fehlen aber noch Bestimmungen, die den Baum als Ganzes erfassen und die Veränderungen feststellen, welche den verschiedenen Abschnitten der Vegetationszeit entsprechen.

Diese ergeben sich ohne weiteres aus dem Verlauf einer Vegetationszeit. Bis Februar und Mitte März reicht der Zustand der Winterruhe, April und Anfang Mai beginnen die Knospen zu schwellen und der Austrieb erfolgt je nach der Witterung und Baumart. Die volle Ausbildung der jungen Triebe und neugebildeten Blattorgane ist in der Regel Mitte bis Ende Mai erfolgt, bis Mitte Juli nehmen die Blätter den Charakter der Sommerblätter an, bis Mitte September ist die Trennungsschicht des Blattstieles vorgebildet und der Blattabfall erreicht im November sein Ende. Wintergrüne Baumarten sind gegenüber blattabwerfenden im Vorteil, da ihr dauernder Besitz von Blattorganen ihnen erlaubt, bereits zu einer Zeit zu assimilieren, in der die winterkahlen Bäume noch entlaubt stehen. Es kann daher nicht auffallen, daß die einzelnen Abschnitte im Verlaufe der Vegetationszeit bei den Bäumen mit vollem Laubfall schärfer hervortreten als bei wintergrünen Baumarten.

Bekannt ist, daß der Austrieb im Frühling überwiegend auf Kosten im Baumkörper gespeicherter Reservestoffe erfolgt; ganz charakteristisch trat dies bei den Untersuchungen von A. Möller

hervor, der nachwies, daß die Entwicklung des Frühjahrstriebes der Kiefer von der Ernährung des vorangehenden Jahres abhängig ist[1]).

Zur Untersuchung des Verhaltens der Pflanzen während einer Vegetationsperiode bedarf man einer genügenden Anzahl gleichmäßig entwickelter Individuen; diese Forderung ist für Baumarten nur bei ganz jungem Material erfüllbar. Unsere Analysen beziehen sich daher auf ein- bis vierjährige Pflanzen und sind je nach der Entwicklung mit 50 bis mehreren hundert Exemplaren ausgeführt worden. Die Zusammenstellungen zeigen, daß diese Zahl ausreichte, das charakteristische Verhalten erkennbar zu machen.

Für uns kam es zunächst darauf an, Richtlinien festzulegen, es war deshalb richtiger, eine größere Anzahl von Arten zur Untersuchung heranzuziehen als eine einzelne Baumart erschöpfend zu behandeln. Die Kenntnis des Verhaltens der Baumarten ist gegenüber den landwirtschaftlichen Pflanzen stark zurückgeblieben, eine erste Untersuchung muß sich zunächst auf summarische Bestimmungen beschränken.

Die zur Untersuchung verwendeten Pflanzen sind zumeist aus dem staatlichen Pflanzgarten in Rosenheim bezogen; Tannen und Buchen lieferte das Forstamt Schlüsselfeld; Eichen erhielten wir aus Knittelsheim in der Rheinpfalz. Es ist uns eine angenehme Pflicht, den Herren Forstrat E. Hofmann in Rosenheim, Forstmeister L. Schmitt in Schlüsselfeld und Dr. Schott in Knittelsheim unseren Dank für die Mühe und Sorgfalt auszusprechen, welche sie auf Gewinnung ausgeglichenen Materials verwendet haben.

Der Boden des Pflanzgartens in Rosenheim ist ein fruchtbarer, mit Kompost und Latrinendünger gut versehener tiefgründiger Lehmboden; der Boden des Pflanzkampes in Schlüsselfeld ist nur durchhackter, nicht weiter gedüngter schwerer und wenig fruchtbarer Tonboden der Keuperformation.

Die Pflanzen wurden sofort nach der Werbung verpackt und dem bodenkundlichen Laboratorium der forstlichen Versuchsanstalt in München eingesendet; hier erfolgte die Zerlegung der Pflanzen in ihre Teile.

Der Austrieb der Baumpflanzen im Frühling.

Der Austrieb erfolgt auf Kosten von in den Pflanzen gespeicherten Stoffen; hierbei wird Arbeit geleistet, die hierzu nötige Energie

1) Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. 1905.

wird geliefert aus dem Abbau organischer Substanz und diese Tatsache beweist sich durch einen mehr oder weniger starken Gewichtsverlust. Je jünger der Baum ist, um so schärfer wird dies hervortreten, da das prozentische Verhältnis zwischen der Menge der Gerüststoffe und der umwandelbaren Reservestoffe mit steigendem Alter des Baumes immer weiter wird.

Dem Verbrauch vorgebildeter Stoffe steht der Gewinn durch neueinsetzende Assimilation gegenüber, die bei den Baumarten verschieden stark sein wird und namentlich bei den wintergrünen Nadelhölzern früh beginnt. Es ist dies der Grund, daß bei diesen die Gewichtsabnahme beim Austriebe gering ist und selbst ganz verdeckt werden kann.

Je reichlicher die Menge der neugebildeten Blätter sowohl absolut, wie im Verhältnis zum Holzkörper ist, je rascher der Austrieb erfolgt, um so stärker wird der prozentische Gewichtsverlust an organischem Material sein. Es kann daher nicht auffallen, daß bei den Baumarten verschiedenes Verhalten auftritt.

Von den untersuchten Baumarten zeigten Gewichtsabnahme (in absoluten Gewichten und Prozenten der vorher vorhandenen Trockensubstanz):

	Datum	Gewicht von 100 Pflanzen in g				Gewichtsabnahme %
Spitzahorn, 3-jähr.	2. V. —21. V.	2. V.	1263	21. V.	738	41,6
Roterle, 2-jähr. .	27. IV.—18. V.	keine Gewichtsabnahme				
Esche, 2-jähr. . .	4. V. —21. V.	4. V.	2432	21. V.	1596	44,4
Buche, 2-jähr. . .	27. II. —21. V.	27. II.	335	21. V.	191	43,0
Buche, 2-jähr. . .	4. IV.—14. V.	4. IV.	119	14. V.	92	22,8
Feld-Ulme, 2-jähr.	2. V. —18. V.	2. V.	2575	18. V.	1773	31,2
Lärche, 2-jähr. .	27. IV.—21. V.	keine Gewichtsabnahme				

Die Zahlen zeigen hinreichend, welche kolossalen Gewichtsverluste junge Baumpflanzen beim Austrieb im Frühlinge erleiden können. Das interessanteste Beispiel für diese Verhältnisse bietet die Stieleiche, von der sowohl Pflanzen im Frühlinge als auch im Sommer mit und ohne Johannistrieb untersucht wurden.

Die Gewichte für je 100 Pflanzen in g waren

5. III.	24. V.	25. VI.	31. VIII. ohne Johannistrieb	31. VIII. mit Johannistrieb
629	606	938	1169	809

Der Gewichtsverlust im Frühjahr betrug nur 4 %, dagegen bei den Pflanzen mit Johannistrieb 15 %, trotzdem bei den letzteren eine große Anzahl lebenstätiger Blätter vorhanden war.

Verhalten von Stamm und Wurzel beim Austrieb.

Bei allen untersuchten Baumarten tritt nach dem Austriebe Gewichtsabnahme bei Stamm und Wurzel auch dann hervor, wenn ein absoluter Gewichtsverlust des ganzen Pflanzenkörpers nicht nachweisbar ist.

In Prozenten der vor dem Austriebe vorhandenen Trockensubstanz betrugen die Verluste der untersuchten Pflanzen

	Datum	Gewichtsverlust %	
		Stamm	Wurzel
Spitzahorn . . .	2. V. —21. V.	47,0	44,4
Roterle	27. IV. —18. V.	1,2	46,4
Esche	4. V. —21. V.	29,6	36,1
Buche	27. IV. —21. V.	16,6	38,9
Feldulme	2. V. —18. V.	27,0	36,2
Lärche	27. IV. —21. V.	20,5	15,5
Fichte	27. II. —22. V.	6,0	23,0
Tanne	2. V. —14. V.	7,1	5,9
Kiefer	11. III. —22. V.	19,9 (Stamm und Wurzel)	
Stieleiche	15. III. —24. V.		24,8
Stieleiche (Johannistrieb)	25. VI.—31. VIII.	8,9	27,4

Zwischen den verschiedenen Baumarten treten eigentümliche Unterschiede hervor, die auf physiologisch verschiedenes Verhalten deuten. Im allgemeinen werden die Wurzeln stärker erschöpft als der Stamm. Die einzige nennenswerte Ausnahme von dieser Regel, das Verhalten der Lärche, läßt sich vielleicht auf biologische Eigentümlichkeiten zurückführen, da bei dieser Holzart Austrieb bei sehr niederer Bodentemperatur stattfindet.

Unter den Laubhölzern zeigen Erle und Eiche geringe Beanspruchung des Stammes bei starker Erschöpfung der Wurzeln. Die Eiche verhält sich hierbei sowohl im Frühlinge als bei Bildung von Johannistrieben gleichartig, so daß man wohl eine zum Ausdruck kommende Eigentümlichkeit der Art annehmen kann.

Bei den wintergrünen Nadelhölzern zeigt sich regelmäßig nur mäßige Beanspruchung der Reservestoffe, die, wie es scheint,

stärker den Wurzeln als dem Stamm entzogen werden; einen erheblichen Teil der organischen Substanz liefert offenbar die Assimilation der alten Nadeln.

Die Bildung der Trockensubstanz während der Vegetationsperiode.

Über den Verlauf der Ablagerung der Trockensubstanz gibt Tabelle I Auskunft. Die Menge des Ausgangsmaterials ist stets gleich 100 gesetzt.

Allgemeine Schlüsse lassen sich aus den vorliegenden Daten noch nicht ableiten, zumal es sich um junge Pflanzen handelt, bei denen die Einnahme an organischen Stoffen prozentisch umso mehr hervortritt, je geringer das Gewicht der Ausgangspflanzen ist. Immerhin lassen die Zahlen erkennen, daß große Unterschiede zwischen den einzelnen Arten vorhanden sind, die sowohl beim Wachstum des Stammkörpers wie der Wurzeln sich geltend machen.

Einmaliger Frühjahrstrieb und dauerndes Spitzenwachstum.

Das Spitzenwachstum der Bäume kann man in zwei Gruppen einteilen: 1. in Bäume, die einen Frühjahrstrieb machen, dessen Länge im Laufe der Vegetationszeit nicht mehr wesentlich zunimmt und 2. in Bäume mit Spitzenwachstum während der ganzen Vegetationszeit. Eine Unterabteilung der ersten Gruppen umfaßt Baumarten, die mehr oder weniger regelmäßig Johannistriebe bilden.

Im allgemeinen sind die Bäume der ersten Gruppen durch Ausbildung starker Endknospen ausgezeichnet.

Von den untersuchten Baumarten gehören zur

Gruppe 1: Fichte, Tanne, Kiefer, Lärche, Esche; mit Johannistrieb: Buche, Eiche, selten Tanne, Kiefer.

Gruppe 2: Spitzahorn, Feldulme, Erle.

Ganz scharf läßt sich diese Trennung nicht durchführen, namentlich nicht bei jungen Pflanzen; so ist z. B. das Wachstum der Johannistriebe der Eichen, des Gipfeltriebes der Lärche bei günstigen Vegetationsbedingungen nicht immer streng begrenzt.

Johannistriebe. Je nach Ernährung der Pflanzen und der herrschenden Witterung treten Johannistriebe bei Buche und Eiche auf oder ihre Bildung unterbleibt. Oft stehen Pflanzen mit und ohne Johannistrieb auf demselben Beete nebeneinander. Es handelt

sich hier offenbar um Ausnutzung angesammelter Reservestoffe und um günstige Lebensbedingungen; namentlich scheint genügende Wasserversorgung von Einfluß zu sein. Man geht wohl nicht fehl, wenn man den Johannistrieb mit reichlichen sömmerlichen Niederschlägen in Verbindung bringt.

Es ist zweifelhaft, ob man die Bildung von Johannistrieben als günstig oder ungünstig für die Art zu betrachten hat. Als günstig kommt in Betracht rascher Höhenwuchs und frühes Überschreiten der frostgefährdeten tieferen Luftschichten; andererseits verholzen die Johannistriebe langsam, sie bleiben vielfach schwach entwickelt und leiden unter Frühfrösten. Zumal bei der Eiche können die Beschädigungen bei ungünstigem Herbste sehr empfindlich werden. Die Pflanzen mit Johannistrieben gehen daher in der Regel weniger gefestigt in den Winter und ihr Vorrat an Reservestoffen für den kommenden Frühjahrsaustrieb bleibt stark hinter dem der Pflanzen ohne Johannistrieb zurück. Nutzen oder Schaden der Johannistriebe ist daher von der Witterung des Herbstes abhängig. Im allgemeinen wird man aber, in nicht frostgefährdeten Lagen, den Pflanzen ohne Johannistrieb günstigere Lebensbedingungen zuschreiben müssen; wenigstens gilt das für die Eiche.

Frühjahrsholz und Herbstholz. Die Bildung des Frühjahrsholzes und Herbstholzes der Jahresringe hängt eng mit den Lebensbedingungen der Pflanzen beim Austrieb junger Sprosse zusammen. Frühjahrsholz wird überwiegend aus gespeicherten und reichlich vorhandenen Reservestoffen im Verlaufe weniger Tage oder Wochen, also in kurzer Zeit gebildet; das Herbstholz hingegen ist das Produkt fortschreitender Assimilation und langsamer Ablagerung organischer Stoffe.

Für die Bäume ist es vorteilhaft, wenn der Austrieb rasch verläuft, denn die jungen Triebe sind den Angriffen feindlicher Einflüsse (Frost, starker Verdunstung, mechanischen Beschädigungen, tierischen Feinden, Parasiten) mehr ausgesetzt als ältere Pflanzenteile. Für unsere Baumarten ist die Abhängigkeit des Austriebes vom Klima unverkennbar.

Die Lebensbedingungen beim Beginn des Frühjahrsaustriebes sind für die Baumarten ungewöhnlich günstig. Im Baumkörper sind organische Reservestoffe und anorganische Nährstoffe gespeichert; der Boden ist im Frühling reich an Wasser, die Verdunstung ist im allgemeinen infolge der noch niederen Temperatur mäßig stark. Alles dies führt dazu, daß im Frühling ein dem Baum sonst fremdes

üppiges Wachstum einsetzt, welches in der Bildung eines großzelligen Gewebes seinen Ausdruck findet. Man kann von einer temporären Überernährung sprechen. Die Berechtigung dieses Vergleiches ergibt sich z. B. aus dem Verhalten der Kiefer auf nährstoffreichem Niederungsmoor; hier trägt ihr Holz fast ganz den Charakter des „Frühlingsholzes“. Der reichliche Vorrat an Wasser kann hierfür nicht ausschließlich entscheidend sein, denn Kiefern auf nährstoffarmem Hochmoor haben nur kleine, dünnwandige Zellen.

Mit dieser Auffassung steht im Einklange, daß in den Johannistrieben sich gleichfalls ein Holzring bildet, sowie daß Baumarten mit fortgesetztem Spitzenwachstum die Jahrringbildung meist weniger scharf hervortreten lassen.

Verhalten des Stickstoffes beim Austrieb der Bäume.

Beim Austrieb der jungen Sprosse der Bäume wandern mit den organischen Stoffen gleichzeitig Stickstoff und Aschenbestandteile.

Bei den untersuchten jungen Baumpflanzen ist der auf Trockensubstanz berechnete absolute Gehalt an Stickstoff im Stammkörper und Wurzelkörper annähernd je zur Hälfte enthalten. Im höheren Baumalter werden sich wahrscheinlich andere Verhältnisse ergeben, da bei der gleichen Baumart der Stickstoffgehalt mit Abnahme des Durchmessers der Sortimente wächst; es nimmt also der durchschnittliche Gehalt an Stickstoff um so mehr ab, je größer der prozentische Anteil des Holzkörpers gegenüber dem Rindenkörper wird.

Beim Austriebe wandert der Stickstoff in den untersuchten Bäumen oft stärker als die organischen Stoffe und nicht selten wird über die Hälfte des vorhandenen Stickstoffes an die jungen Triebe abgeführt. Es tritt also zunächst eine starke Erschöpfung der älteren Pflanzenteile an Stickstoff ein, die erst im Laufe der Vegetationszeit durch Neuaufnahme wieder ausgeglichen wird. Der zeitliche Verlauf der Stickstoffaufnahme zeigt bei den Holzarten erhebliche Verschiedenheit, so daß der Stickstoffvorrat des Bodens je nach der Baumart zu bestimmten Zeiten gar nicht, schwach oder stark und selbst sehr stark beansprucht wird. Dies Verhalten hat nicht nur theoretisches Interesse, sondern gewinnt auch praktische Bedeutung für die Düngung der forstlichen Pflanzkämpe und deutet den Weg an, der auch hier von der Bodendüngung zur Pflanzendüngung führt.

Die zeitliche Aufnahme des Stickstoffes.

Bei den untersuchten Baumarten setzt die Neuaufnahme von Stickstoff aus dem Boden in der Regel erst nach vollendetem Austriebe im Frühling ein; nur die Tanne machte eine Ausnahme, die ihren Stickstoffbedarf schon zeitig im Frühjahre deckt.

Die folgende Zusammenstellung gibt einen Überblick der gefundenen Verhältnisse, wobei die Aufnahme von Stickstoff als fehlend (keine) sehr schwach, schwach, mäßig, stark, sehr stark bezeichnet wurde. Die absoluten Zahlen sind in den Tab. II und III niedergelegt. Als maßgebend ist die auf je 100 Pflanzen berechnete Stickstoffaufnahme zu betrachten, da nur durch diese Form der Darstellung vergleichbare Zahlen gewonnen werden können.

Stickstoffaufnahme erfolgt:

	Februar bis Mitte Mai	Mitte Mai bis Mitte Juli	Mitte Juli bis Mitte Sept.	Mitte Sept. bis Ende Nov.
Spitzahorn . .	keine	sehr stark	sehr stark	keine
Roterle . . .	sehr schwach	sehr stark	sehr stark	sehr stark
Esche	mäßig	stark	schwach	keine
Buche	keine	mäßig	stark	keine
Feldulme . . .	keine	stark	sehr stark	keine oder sehr schwach
Fichte	keine	sehr stark	schwach	keine
Tanne	stark	keine	keine	schwach
Kiefer	keine	mäßig	sehr stark	mäßig
Lärche	mäßig	sehr schwach oder keine	sehr stark	stark
Eiche	mäßig	mäßig	mäßig	keine

Eichenpflanzen mit Johannistrieben zeigten während des zweiten Austriebes keine Stickstoffaufnahme, während die Eichen ohne Johannistrieb ihren Gehalt gleichmäßig erhöhten.

Die Erlen assimilieren mit Hilfe ihrer Wurzelbakterien elementaren Stickstoff; diese Aufnahme war beim Beginn der Vegetationszeit gering, setzte dann stark ein und erhielt sich bis zum Spätherbst auf beträchtlicher Höhe. Der absolute Gehalt der Pflanzen hatte sich vom 18. Mai bis zum 9. Juli bereits verdoppelt.

Die Esche nahm bereits vor dem Austrieb beträchtliche Mengen Stickstoff auf, dessen Hauptmenge bis Mitte Juli assimiliert war.

Für Buche liegen zwei Untersuchungsreihen vor (Rosenheim und Schlüsselfeld). Obgleich Ernährungsbedingungen und Wuchs erheblich abweichen, zeigte sich doch gleiches Verhalten in bezug

auf die Stickstoffaufnahme, die bis Anfang Juli nur mäßig stark fortschritt und erst nach dieser Zeit beträchtlich wurde.

Die Lärche charakterisiert sich durch starke Aufnahme in der zweiten Hälfte der Vegetationszeit.

Die Fichte deckt fast ihren gesamten Bedarf in der Zeit nach dem Austrieb bis Anfang bezw. Mitte Juli, stellt also in dieser Zeit ganz beträchtliche Ansprüche an den Stickstoffgehalt des Bodens.

Die Kiefer beginnt nach dem Austriebe ihre Stickstoffaufnahme, die aber erst in der zweiten Hälfte der Vegetationszeit stark wird und bis zum Spätherbst andauert.

Auf das eigenartige Verhalten der Tanne mit ihren starken Anforderungen im Frühjahr und schwacher Aufnahme im Spätherbst ist bereits hingewiesen worden.

Im allgemeinen scheinen Beziehungen zwischen Stickstoffaufnahme und Wurzelwachstum der einzelnen Arten zu bestehen, ohne jedoch sehr eng zu sein.

In auffällig kurzer Zeit decken ihren Stickstoffbedarf: die Tanne vor dem Austriebe, die Esche bis Juli, die Fichte im Juni, die Kiefer von Juli bis Spätherbst.

Zur Vervollständignng des Bildes der Stickstoffgehalte der Fichte möge hier noch folgende Zusammenstellung eingeflochten sein.

Im Februar enthielten je 100 Fichten (Wurzel, Stamm und Nadeln):

1-jährig	0,1439 g N	4-jährig	12,0318 g N
2-jährig	0,7240 g N	5-jährig	36,0227 g N
3-jährig	4,6956 g N		

Es ist dies ein gutes Beispiel, um den minimalen Bedarf junger Baumpflanzen zu zeigen und sein rasches Ansteigen mit höherem Alter bis zu einem Maximum, welches nach Art und Entwicklung (Ertragklasse) in verschiedener Zeit erreicht wird, sich bisher als abhängig von der Blattmasse erwiesen hat.

Aufnahme der Mineralstoffe durch die Baumpflanzen.

Bisher sind die Aschenanalysen der untersuchten Baumarten für die Nadelhölzer fertig gestellt und von H. Bauer selbständig verwertet worden[1]. Es soll daher an dieser Stelle nur eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten in Frage kommenden Nährstoffe und die Zeit der Aufnahme gegeben werden.

---

1) Dissertation, München 1910.

Kalium:

	Februar bis Mitte Mai	Mitte Mai bis Mitte Juli	Mitte Juli bis Mitte Sept.	Mitte Sept. bis Ende Nov.
Lärche	schwach	schwach	sehr stark	keine
Kiefer	keine	mäßig	stark	keine
Fichte	schwach	stark	mäßig	mäßig
Tanne	stark	keine	mäßig	mäßig

Calcium:

Lärche	mäßig	mäßig	sehr stark	keine
Kiefer	keine	keine	mäßig	mäßig
Fichte	mäßig	stark	sehr stark	keine
Tanne	gleichmäßig bis November			

Magnesium:

Lärche	gleichmäßig bis September			keine
Kiefer	keine	schwach	mäßig	mäßig
Fichte	keine	mäßig	mäßig	keine
Tanne	keine	schwach	mäßig	mäßig

Phosphorsäure:

Lärche	keine	schwach	schwach	sehr stark
Kiefer	keine	keine	stark	keine
Fichte	keine	mäßig	mäßig	keine
Tanne	mäßig	mäßig	keine	keine

Bereits diese vier Baumarten zeigen sehr große Unterschiede in ihrem Verhalten und es ist anzunehmen, daß sich auch bei den übrigen Arten wechselnde Verhältnisse ergeben werden.

Die Veranlassung zu diesen Abweichungen sind in physiologischen und biologischen Eigentümlichkeiten der Bäume zu suchen, deren tiefere Ursachen noch ganz dunkel sind. Dagegen gestatten die vorliegenden Untersuchungen bereits einen Hinweis auf die Ernährungsverhältnisse in reinen und gemischten Beständen, die voraussichtlich noch größeres Interesse gewinnen werden, wenn auch die Aschenanalysen der Laubhölzer zum Abschluß gebracht worden sind.

Man stelle sich reine Bestände der vier Nadelhölzer und andererseits Waldungen vor, in denen mehrere Arten gemischt vorhanden sind. In der folgenden Zusammenstellung bedeutet ein senkrechter Strich schwache, zwei Striche mäßige, drei starke, vier

Striche sehr starke Aufnahme des betreffenden Nährstoffes und damit entsprechende Beanspruchung des Bodenvorrates in den einzelnen Vegetationszeiten.

<table>
<tr><th></th><th>Februar bis Mitte Mai</th><th>Mitte Mai bis Mitte Juli</th><th>Mitte Juli bis Mitte Sept.</th><th>Mitte Sept. bis Ende Nov.</th></tr>
<tr><td colspan="5">Stickstoff:</td></tr>
<tr><td>Fichte . . . .</td><td></td><td>||||</td><td>||</td><td></td></tr>
<tr><td>Kiefer . . . .</td><td></td><td>||</td><td>||||</td><td>||</td></tr>
<tr><td>Lärche . . . .</td><td>||</td><td></td><td>||||</td><td>|||</td></tr>
<tr><td>Tanne . . . .</td><td>|||</td><td></td><td>|</td><td>|</td></tr>
<tr><td colspan="5">Kalium:</td></tr>
<tr><td>Fichte . . . .</td><td>|</td><td>|||</td><td>||</td><td>||</td></tr>
<tr><td>Kiefer . . . .</td><td></td><td>||</td><td>|||</td><td></td></tr>
<tr><td>Lärche . . . .</td><td>|</td><td>|</td><td>||||</td><td></td></tr>
<tr><td>Tanne . . . .</td><td>|||</td><td></td><td>||</td><td>||</td></tr>
<tr><td colspan="5">Phosphorsäure:</td></tr>
<tr><td>Fichte . . . .</td><td></td><td>||</td><td>||</td><td></td></tr>
<tr><td>Kiefer . . . .</td><td></td><td></td><td>|||</td><td></td></tr>
<tr><td>Lärche . . . .</td><td></td><td>|</td><td>|</td><td>||||</td></tr>
<tr><td>Tanne . . . .</td><td>||</td><td>||</td><td></td><td></td></tr>
</table>

Dieser einfache Überblick ist sehr lehrreich und zeigt namentlich, daß die in der Regel am sparsamsten vorhandenen und von den Bäumen stark beanspruchten Nährstoffe des Bodens zu verschiedenen Zeiten aufgenommen werden.

So fällt der Bedarf an Stickstoff für Fichte, Kiefer, Tanne überhaupt oder doch für die Zeit der stärksten Beanspruchung des Bodens zeitlich auseinander. Für Phosphorsäure gelten ähnliche Beziehungen für alle vier Baumarten.

Legt man diese Erfahrungen zugrunde, so genügt schon die zeitliche Aufnahme der wichtigsten Nährstoffe, um die Überlegenheit gemischter Waldungen gegenüber reinen Beständen hervortreten zu lassen. Gesellen sich hierzu noch biologische Einwirkungen, wie sie schon zahlreich bekannt und in den meisten Fällen für gemischte Bestände günstig sind, so läßt sich auch theoretisch begründen, was allen walderfahrenen Forstmännern längst bekannt ist: die Notwendigkeit gemischter Waldungen zur Erhaltung der Bodenkraft und des dauernden Gedeihens eines ertragreichen Waldes.

Aus den Untersuchungen lassen sich folgende Schlüsse ableiten:

1. Der Austrieb der Bäume im Frühling erfolgt bei den Laubhölzern auf Kosten der in den Pflanzen aufgespeicherten Reservestoffe; bei den Nadelhölzern werden neben den Reservestoffen gleichzeitig gebildete Assimilate mit verwendet.

2. Während des Austriebes wird eine beträchtliche, bei jungen Laubholzpflanzen prozentisch oft sehr große Menge der Pflanzensubstanz für die Arbeitsleistung des Austriebes zersetzt und veratmet.

3. Die Bildung von Johannistrieben erfolgt unter ähnlicher Beanspruchung der Pflanzensubstanz wie die der Frühlingstriebe.

4. Die Aufnahme der Pflanzennährstoffe aus dem Boden ist bei den Baumarten zeitlich verschieden.

5. Die einzelnen Nährstoffe werden in verschiedenen Vegetationszeiten aufgenommen.

Tabelle I.

Gewichtsverhältnisse von Laub- und Nadelholzpflanzen innerhalb der Vegetationsperiode 1908.

Gewichte pro 100 Pflanzen in Grammen Trockensubstanz.

I. Buchen aus dem Pflanzgarten des k. Forstamts Rosenheim. 2-jährig:

Zeit der Entnahme	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		93,40	280,93	587,01	352,09
Stamm	142,39	92,90	316,36	1288,10	995,63
Wurzeln	193,11	98,92	334,59	1389,20	1287,51
Sa. 100 Pflanzen	335,50	284,92	931,88	3264,31	2635,23
Sa. Stamm u. Wurzel	335,50	191,52	650,95	2677,30	2283,14

II. Buchenpflanzen aus dem Pflanzgarten des K. Forstamts Schlüsselfeld. 2-jährig:

Zeit der Entnahme	2. Mai	14. Mai	10. Juli	18. Sept.	23. Nov.
Blätter		18,01	67,66	78,71	
Stamm	23,66	35,10	79,34	149,23	170,93
Wurzeln	69,73	56,70	146,85	258,67	300,36
Sa. 100 Pflanzen	93,39	109,81	293,85	486,61	471,29
Sa. Stamm u. Wurzel	93,39	91,80	226,19	407,90	471,29

III. Ahornpflanzen aus Rosenheim. 3-jährig:

Zeit der Entnahme	27. Febr.	2. Mai	21. Mai	9. Juli	17. Sept.
Blätter			256,63	1869,95	2057,70
Stamm	477,46	473,45	298,53	1567,87	4050,95
Wurzeln	792,40	789,95	439,22	807,20	3008,85
Sa. 100 Pflanzen	1269,86	1263,40	994,38	4245,02	9117,50
Sa. Stamm u. Wurzel	1269,86	1263,40	737,75	2375,07	7059,80

IV. Erlenpflanzen aus Rosenheim. 2-jährig:

Zeit der Entnahme . .	27. Febr.	18. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter . .		867,84	3234,56	2119,72	
Stamm . .	1785,42	1606,32	3450,48	8312,84	9776,56
Wurzeln . .	1624,12	1117,84	1824,28	2861,44	
Sa. 100 Pflanzen . . .	3409,54	3592,00	8509,32	13294,00	
Sa. Stamm u. Wurzel .	3409,54	2724,16	5274,76	11174,28	

V. Eschenpflanzen aus Rosenheim. 2-jährig:

Zeit der Entnahme . .	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter . .		610,11	1701,80	1281,30	
Stamm . .	630,32	625,62	1901,77	3044,50	3070,87
Wurzeln . .	1427,10	970,82	2115,00	3642,63	3285,70
Sa. 100 Pflanzen . .	2057,42	2206,55	5718,57	7968,43	6356,57
Sa. Stamm u. Wurzel .	2057,42	1596,44	4016,77	6687,13	6356,57

VI. Ulmenpflanzen aus Rosenheim. 2-jährig:

Zeit der Entnahme . .	27. Febr.	18. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter . .		461,56	1720,84	1080,00	
Stamm . .	1925,06	1120,28	3025,76	5602,12	7078,76
Wurzeln . .	1439,58	652,48	1225,56	3002,88	3253,48
Sa. 100 Pflanzen . . .	3364,64	2234,32	5972,16	9685,00	10332,24
Sa. Stamm u. Wurzeln .	3364,64	1772,76	4251,32	8605,00	10332,24

VII. Fichtenpflanzen aus Rosenheim. 4-jährig:

Zeit der Entnahme . .	27. Febr.	22. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Alte Nadeln .	451,27	372,04	310,72	297,32	298,66
Junge Nadeln		201,00	775,53	667,95	756,99
Stamm . .	410,55	386,61	451,02	985,16	1019,64
Wurzeln . .	303,59	232,73	287,73	429,34	485,04
Sa. 100 Pflanzen . . .	1164,41	1192,38	1825,00	2379,77	2560,33
Sa. Stamm u. Wurzeln .	713,14	619,34	738,75	1414,50	1504,68

VIII. Lärchenpflanzen aus Rosenheim. 3-jährig:

Zeit der Entnahme . .	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Nadeln . .		358,23	448,62	793,06	200,02
Stamm . .	325,82	315,43	479,71	1641,60	2264,48
Wurzeln . .	223,26	158,76	228,73	546,07	701,60
Sa. 100 Pflanzen . . .	549,08	832,42	1157,06	2980,73	3166,10
Sa. Stamm u. Wurzeln .	549,08	474,19	708,44	2187,67	2966,08

IX. Föhrenpflanzen aus Rosenheim. 2-jährig:

Zeit der Entnahme . .	11. März	22. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Alte Nadeln .	24,80	13,05	13,02		
Junge Nadeln		33,99	125,80	324,13	380,62
Stamm . .	34,78	10,89	50,42	130,17	140,64
Wurzeln . .	34,78	16,79	36,11	100,26	126,87
Sa. 100 Pflanzen . . .	59,58	74,12	225,35	554,56	648,13
Sa. Stamm u. Wurzeln .	34,78	27,68	86,53	230,43	267,51

X. Tannenpflanzen aus Schlüsselfeld. 4-jährig:

Zeit der Entnahme . .	10. März	2. Mai	14. Mai	10. Juli	18. Sept.	23. Nov.
Alte Nadeln .	156,49	192,06	173,64	156,04	127,58	154,22
Junge Nadeln			53,34	325,00	342,04	404,84
Stamm . .	195,52	287,72	266,92	396,64	496,36	613,24
Wurzeln . .	252,25	323,06	304,58	273,24	431,62	564,80
Sa. 100 Pflanzen . . .	604,26	802,84	798,48	1150,92	1397,60	1737,10
Sa. Stamm u. Wurzeln .	447,77	610,78	571,50	669,88	927,98	1178,04

XI. Stieleichen (Knittelsheim) 1909:

Zeit der Entnahme . .	15. März	24. Mai	25. Juni	31. Juli	31. Juli m. J.	19. Sept.
Johannistriebe					124,44	
Blätter . .		62,02	201,52	182,92	111,07	218,88
Stamm . .	209,15	218,29	221,29	296,13	199,53	396,91
Wurzeln . .	420,30	326,21	515,61	689,73	373,98	656,23
Sa. 100 Pflanzen . . .	629,45	606,52	938,42	1168,78	809,02	1272,02
Sa. Stamm u. Wurzeln .	629,45	544,50	736,90	985,86	573,51	1053,14

Tabelle II.

Tausend Teile Trockensubstanz enthalten Stickstoff:

Buche (Rosenheim):

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		32,36	25,48	25,09	20,06
Stamm	16,29	11,27	10,12	9,81	12.34
Wurzel	17,67	11,96	9,34	10,89	10,30

Buche (Schlüsselfeld):

	4. April	2. Mai	14. Mai	10. Juli	18. Sept.	23. Nov.
Blätter			25,13	24,93	20,65	10,68
Stamm	20,57	17,90	15,30	10,89	11,88	14,82
Wurzel	8,18	23,25	19,83	8,67	11,45	14,51

Eiche (Knittelsheim):

	15. März	24. Mai	25. Juni	31. Juli	31. Juli	10. Sept.
Johannistriebe . . .					24,11	
Blätter		40,02	24,26	29,31	27,48	23,24
Stamm	9,64	8,82	6,05	6,86	5,84	6,53
Wurzel	10,53	9,17	5,09	4,51	4,58	6,17

Erle (Rosenheim):

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		44,65	29,34	28,56	25,83
Stamm	17,80	10,82	8,03	11,26	12,56
Wurzel	20,00	15,20	13,83	11,33	15,75

Esche (Rosenheim):

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		31,58	16,94	12,24	
Stamm	11,34	7,83	5,87	6,69	8,23
Wurzeln	11,80	9,67	5,89	5,86	7,07

Ahorn (Rosenheim):

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		44,27	27,60	22,35	
Stamm	17,08	11,98	9,46	8,97	10,57
Wurzeln	17,52	17,47	8,45	8,42	9,06

Ulme (Rosenheim):

	27. Febr.	18. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		49,63	26,81	23,70	
Stamm	14,53	11,85	5,54	10,34	11,08
Wurzeln	16,55	18,62	7,92	8,98	12,22

Lärche (Rosenheim):

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Nadeln		27,46	23,39	22,06	14,13
Stamm	19,72	9,33	7,46	8,19	10,33
Wurzeln	12,77	10,84	8,84	7,58	7,61

Fichte (Rosenheim):

	27. Febr.	22. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Junge Nadeln . . .		23,81	14,14	16,33	13,73
Alte Nadeln	17,18	12,79	11,70	10,18	10,73
Stamm	7,71	6,21	6,49	6,80	6,58
Wurzeln	5,92	6,23	7,20	5,60	4,49

Föhre (Rosenheim):

	17. März	22. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Junge Nadeln . . .		21,17	19,20	19,30	17,98
Alte Nadeln	23,53	20,71	13,41		
Stamm		9,42	9,41	12,18	11,77
Wurzeln		13,86	9,42	9,78	10,53

Tanne (Schlüsselfeld):

	10. März	14. Mai	10. Juli	18. Sept.	23. Nov.
Junge Nadeln . . .		38,36	14,39	13,83	13,73
Alte Nadeln	22,46	21,38	16,31	14,88	14,01
Stamm	12,61	11,51	8,85	7,25	5,72
Wurzeln	9,04	9,41	7,84	6,08	6,18

Tabelle III.

Stickstoffgehalt der Gesamttrockensubstanz von 100 Pflanzen.

Buche (Rosenheim):

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		3,03	7,17	14,73	7,08
Stamm	2,27	1,05	3,19	12,67	12,35
Wurzel	3,42	1,19	3,13	15,15	13,29
Ganze Pflanze . .	5,69	5,27	13,49	42,55	32,72
Stamm u. Wurzel .	5,69	2,24	6,32	27,82	25,64

Buche (Schlüsselfeld):

	2. Mai	14. Mai	10. Juli	18. Sept.	23. Nov.
Blätter		0,45	1,69	1,63	
Stamm	0,42	0,36	0,86	1,77	2,53
Wurzel	1,62	1,12	1,28	2,98	4,35
Ganze Pflanze . .	2,04	1,93	3,83	6,38	6,88
Stamm u. Wurzel .	2,04	1,48	2,14	4,75	6,88

Eiche (Knittelsheim):

	15. März	24. Mai	25. Juni	31. Juli	31. Juli	19. Sept.
Johannistriebe . .					2,99	
Blätter		2,54	4,88	5,36	3,05	5,10
Stamm	2,02	1,92	1,34	2,03	1,16	2,59
Wurzel	4,41	2,99	2,63	3,11	1,71	4,05
Ganze Pflanze . .	6,43	7,45	8,85	10,50	8,91	11,74
Stamm u. Wurzel .	6,43	4,91	3,97	5,14	2,87	6,64

Esche:

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		19,28	28,73	15,74	
Stamm	7,18	4,90	11,17	20,44	25,27
Wurzel	16,87	9,40	12,49	21,33	23,26
Ganze Pflanze . .	24,05	33,58	52,39	57,51	48,53
Stamm u. Wurzel .	24,05	14,30	23,66	41,77	48,53

Ahorn:

Blätter		11,39	51,61	46,14	
Stamm	8,17	3,59	14,85	36,33	32,44
Wurzel	13,86	7,68	6,82	25,37	21,84
Ganze Pflanze . .	22,03	22,66	73,28	107,84	54,28
Stamm u. Wurzel .	22,03	11,27	21,67	61,70	54,28

Erle:

	27. Febr.	18. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Blätter		38,80	94,93	60,63	
Stamm	31,86	17,39	27,70	93,90	123,23
Wurzel	32,40	17,02	25,12	32,32	48,93
Ganze Pflanze . .	64,26	73,21	147,75	186,85	172,16
Stamm u. Wurzel .	64,26	34,41	52,82	126,22	172,16

Ulme:

Blätter		22,92	46,10	25,60	
Stamm	27,99	13,33	16,82	57,68	78,59
Wurzel	23,90	12,15	9,74	26,94	39,65
Ganze Pflanze . .	51,89	48,40	72,66	110,22	118,24
Stamm u. Wurzel .	51,89	25,48	26,56	84,62	118,24

Lärche (Rosenheim):

	27. Febr.	21. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Nadeln		9,85	10,51	17,53	2,83
Stamm	6,42	2,94	3,59	13,43	23,38
Wurzel	2,85	1,72	2,03	4,14	5,35
Ganze Pflanze . .	9,28	14,50	16,12	35,10	31,56
Stamm u. Wurzel .	9,28	4,66	5,61	17,58	28,73

Föhre (Rosenheim):

	11. März	22. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Junge Nadeln . .		0,72	2,42	6,25	6,86
Alte Nadeln . .	0,58	0,27	0,17		
Stamm		0,103	0,47	1,59	1,66
Wurzel	0,57	0,23	0,34	0,98	1,33
Ganze Pflanze . .	1,16	1,33	3,41	8,82	9,86
Stamm u. Wurzel .	0,57	0,34	0,81	2,56	3,00

Fichte (Rosenheim):

	27. Febr.	22. Mai	9. Juli	17. Sept.	17. Nov.
Junge Nadeln . .		4,78	10,94	10,89	10,37
Alte Nadeln . .	7,07	4,95	3,64	3,03	3,20
Stamm	3,17	2,40	2,93	6,70	6,71
Wurzel	1,79	1,45	2,07	2,40	2,18
Ganze Pflanze . .	12,03	13,59	19,58	23,02	22,46
Stamm u. Wurzel .	4,96	3,85	5,00	9,10	8,89

Tanne (Schlüsselfeld):

	10. März	14. Mai	10. Juli	18. Sept.	23. Nov.
Junge Nadeln . .		2,05	4,68	4,72	5,55
Alte Nadeln . .	3,53	3,72	2,54	1,91	2,16
Stamm	2,47	3,07	3,51	3,60	3,51
Wurzel	2,28	2,87	2,14	2,63	3,49
Ganze Pflanze . .	8,28	11,71	12,88	12,85	14,70
Stamm u. Wurzel .	4,75	5,94	5,65	6,22	7,00

Mineralstoffgehalt
von Baumblättern zur Tages- und zur Nachtzeit.

Von

E. Ramann.

Aschenanalysen der Blätter größerer Pflanzen nach Tageszeiten getrennt sind bisher nicht veröffentlicht worden. Regelmäßige Änderungen im Gehalte der Mineralstoffe würden darauf deuten, daß die betr. Körper bei der Wanderung der Assimilate tätig sind. Bei der geringen Kenntnis der Funktionen der Nährstoffe ist jeder experimentell gestützte Beitrag erwünscht. Aus dieser Betrachtung sind die folgenden Untersuchungen hervorgegangen.

Die Fragestellung verlangt zur Antwort sehr genaue Analysen; die Bestimmungen sind daher mit aller Sorgfalt durchgeführt worden.

Frühere Erfahrungen lehrten, daß kalkarme, kieselsäurereiche Blätter beim Veraschen durch Salzsäure nicht zersetzbare Silikate liefern, die oft nicht unerhebliche Mengen anderer Stoffe mechanisch einschließen. Es wurde daher der nach dem Ausziehen der Asche mit Salzsäure verbleibende Rest gewogen und als „Kieselsäure" in Rechnung gestellt. Ihre Bestimmung ist daher mit einem kleinen Fehler behaftet.

Die „Kieselsäure" wurde mit Fluor aufgeschlossen, und die Salzsäure-Lösung des meist sehr geringen Rückstandes dem Aschenauszug zugesetzt.

Mangan wurde stets mit Brom in ammonfreier Lösung gefällt, jedoch nicht weiter bestimmt.

Zur Feststellung der Blattgröße wurden die Umrisse der einzelnen Blätter auf sehr gleichmäßiges Papier aufgezeichnet, ausgeschnitten und gewogen. Da die Erfahrung lehrte, daß auch bei dem besten erlangbaren Papiere das Bogengewicht merkbar schwankte, so wurde jeder Bogen einzeln gewogen und sein Gewicht der Be-

rechnung zugrunde gelegt. Da nur eine relativ geringe Menge des Papieres beim Ausschneiden in Abgang kommt, so ist diese Methode genau.

Die untersuchten Blätter sind vom Verfasser nachmittags 2 Uhr und nachts 2 Uhr entnommen und sofort von den Zweigen gepflückt worden. Bei den Blättern, die von starken Bäumen stammen, wurde auf gleiche Höhe, Lichtlage, Exposition der geworbenen Zweige geachtet. Die Blätter wurden durch Überreiben mit gereinigter Baumwolle von etwa anhaftendem Staub befreit. Ich glaube daher, daß bei der Ausführung der Arbeit jede Vorsicht gewahrt worden ist.

Die Menge der gefundenen Mineralteile ist auf 100 Teile Trockensubstanz und auf ein Quadratmeter Blattfläche berechnet (Tab. I, II, III).

Buche. Die Probenahme erfolgte an einer etwa achtzigjährigen, im Lichtstande erwachsenen Buche. Die Blätter sind an der stark belichteten Seite entnommen.

Zur Verwendung kamen sämtliche Blätter je eines Zweiges. Die Buche paßt sich wohl von allen einheimischen Laubhölzern am stärksten der herrschenden Lichtwirkung an und hat infolge ihrer Blattmosaik sehr verschiedene Blattgrößen. Es spricht für die Brauchbarkeit des verwendeten Materials, daß keine erheblichen Unterschiede im Gewicht gleicher Blattflächen vorkommen. Die Benutzung aller vorhandenen Blätter sichert gegen subjektive Fehler. Verfasser glaubt aber, daß bei sachgemäßer Auslese gleichwertiger Blätter die Sicherheit der Resultate erhöht worden wäre.

Unter den Bestimmungen der Mineralstoffe ist der Unterschied im Gehalt an Kalium zwischen den ersten und zweiten Parallelanalysen auffällig, zumal die gleiche Erscheinung bei den untersuchten Eichen hervortritt.

Eiche. Die Eichenblätter entstammen einem etwa sechzigjährigen Stamme des Waldrandes und sind an der Lichtseite geworben worden. Das Gewicht gleicher Blattflächen ist sehr konstant, wie dies bei der meist übereinstimmenden Dicke gleich belichteter Eichenblätter zu erwarten ist.

Hasel. Es wurden kräftig entwickelte Blätter der rotblätterigen Abart benutzt, die von einem starken Strauch einzeln abgepflückt wurden.

Platane. Die Blätter sind von drei nebeneinander stehenden jüngeren etwa 10 jährigen Bäumen durch Abpflücken gleich entwickelter

Blätter gewonnen. Von jedem Stamm wurde die gleiche Anzahl Blätter genommen.

Ahorn (Acer dasycarpum). Von einem gutwüchsigen Baume (12—15jährig) wurden einige dünne Zweige abgeschnitten.

Infolge fortdauernder Ableitung der Assimilate ist das Blattgewicht am Tage etwas höher anzunehmen als in der Nacht. In der Berechnung auf gleiche Blattflächen macht sich dies bei den untersuchten Bäumen nicht geltend; von sieben Parallelbestimmungen ergeben vier am Tage, drei während der Nacht höheres Gewicht. Die gefundenen Abweichungen sind zudem meist zu erheblich, um auf physiologische Vorgänge zurückführbar zu sein; die Ursache ist vielmehr in der verschiedenen Dicke der Blätter zu suchen. Dies tritt namentlich im Verhalten der Hasel und des Ahorn hervor.

Bei der Hasel wurden tunlichst gleich große Blätter abgepflückt; natürlich war die Auswahl am Tage leichter als in der Nacht bei Laternenlicht. Gelang es nun auch ziemlich übereinstimmende Blattgrößen zu erhalten, so zeigten sich bei dieser stark schattenden Holzart infolge verschiedener Lichtlage doch Unterschiede im Gewicht. Dies führt dazu, daß die Haselblätter untereinander gut in der Blattfläche, nicht aber im Gewicht übereinstimmen.

Anders liegen die Dinge für den Ahorn, die lichte Stellung der Zweige dieses Baumes führt zur gleichartigen anatomischen Ausbildung der Blätter; die Blattgrößen sind jedoch sehr verschieden. Daher der Unterschied zwischen den nachts und am Tage entnommenen Blättern in der Größe und das übereinstimmende Gewicht gleicher Blattflächen.

Der Gehalt der Blätter an Mineralstoffen.

Außer beim Kalk treten Änderungen des Gehaltes an Nährstoffen zwischen Tag und Nacht nicht hervor. Völlige Gleichheit der Zahlen kann bei der Verschiedenheit des Ausgangsmateriales nicht vorhanden sein; Abweichungen nach der einen oder anderen Seite sind zu erwarten. Zur Antwort auf die Frage der Wanderung der Stoffe genügt es festzustellen, ob die Abweichungen nach der gleichen Seite fallen oder innerhalb der Grenzen der Wahrscheinlichkeit bald nach der einen, bald nach der anderen Seite abweichen. Stellt man in dieser Weise die gefundenen Werte zusammen, so ist der Sinn der Abweichung in sieben Parallelbestimmungen folgender:

In der Nacht war der Gehalt größer (+) oder kleiner (—) als bei Tage:

	Auf Trockensubstanz berechnet.	Auf 1 qm Fläche berechnet.
Kali	— 4 + 3	— 4 + 3
Kalk	— 7	+ 5 — 2
Magnesia	— 5 — 3	— 3 — 3
Eisenoxyd	— 3 — 4	+ 3 — 4
Phosphorsäure	— 3 — 4	+ 2 — 5
Kieselsäure	+ 5 — 2	+ 4 — 3

Weitergehende Rechnungen würden zugleich die absolute Größe der Abweichungen vom Mittel zu berücksichtigen haben; für die vorliegenden Daten lohnt sich jedoch die Benutzung komplizierter Rechnungsformen nicht.

Am wichtigsten sind die Unterschiede der auf Trockensubstanz berechneten Werte, die von den auf gleiche Blattflächen berechneten nur abweichen, wenn die Differenz sehr klein ist. Es gilt dies z. B. für die Magnesia, deren Gehalt auf Blattfläche berechnet, in einem Fall gleich ist, in einem zweiten nur ganz wenig abweicht. Die Bestimmung der Kieselsäure ist analytisch weniger genau, ist auch physiologisch kaum von Bedeutung. Berücksichtigt man dies, so kann man sagen, daß mit Ausnahme des Kalkes Wanderungen der Mineralstoffe, die zu einem merkbaren Unterschied in der Zusammensetzung der Asche während des Tages und der Nacht führen, nicht stattfinden.

Hiervon macht nur der Kalk eine Ausnahme. Auf Trockensubstanz bezogen ist er in der Nacht stets reichlicher vorhanden als während der Tageszeit.

Die für Kalk analytisch gefundenen Zahlen verdienen dasselbe Vertrauen, wie die übrigen Bestimmungen. Die zur Analyse benutzte Lösung wurde mit Soda neutralisiert, die vorhandene Phosphorsäure in essigsaurer Lösung durch Eisenchlorid, Mangan durch Brom ausgefällt, der Kalk bis zur Gewichtskonstanz geglüht. Finden sich daher Abweichungen im Kalkgehalt, so beruhen sie auf der Zusammensetzung der Blattsubstanz.

Hierfür spricht auch die Größe des Unterschiedes zwischen den Gehalten bei Tag und bei Nacht. Betrachtet man die Differenzen für das in etwa gleicher absoluter Menge vorhandene Kalium, so schwanken sie in fünf von sieben Fällen zwischen 0,011 und 0,061 auf 100 Teile Trockensubstanz und erreichen nur in zwei Fällen die Höhe von 0,160; diese Abweichungen sind viermal positiv, dreimal negativ. Der Kalk verhält sich ganz anders. Alle Werte sind gleichsinnig und zeigen höheren Gehalt während der Nacht als am Tage. In zwei Bestimmungen ist die Differenz sehr klein, 0,027 und 0,066 auf hundert Trockensubstanz, in drei Fällen betragen sie 0,104 bis 0,243 und erreichen in je einem Falle die Höhe von 0,438 und 0,884. Dieses gleichartige Verhalten kann nicht auf Zufälligkeiten beruhen, ebensowenig auf fehlerhaften analytischen Bestimmungen.

Die absolute Menge des Kalkes steigt erfahrungsmäßig in den Blättern im Laufe der Vegetationszeit; man könnte daher einwenden, daß die Zunahme während der Nachtzeit auf diesen Vorgang zurückgeführt werden könne, da die Probenahme in der Nacht später erfolgt ist, als die am Tage.

Dagegen spricht einmal die Größe der gefundenen Unterschiede und anderseits sprechen dagegen die bei Buche und Eiche ausgeführten Analysen zu verschiedenen Zeiten. Der Gehalt zwischen den zuerst und den einige Tage später entnommenen Blättern der Buche ist am Tage nahezu gleich (1,607 und 1,681), in der Nacht in beiden Fällen erheblich höher (1,924 und 2,491). Bei der Eiche sind die älteren Tagblätter zwar kalkreicher als die jüngeren (1,382 gegen 1,136), enthalten aber in der Nacht absolut weniger als die jüngeren (1,409 gegen 1,574). Alle Betrachtungen führen daher zu dem Schluß:

In den Blättern der Bäume steigt der Gehalt an Kalk während der Nacht und nimmt am Tage wieder ab. Dies Verhalten läßt sich mit dem Transport der Assimilationsprodukte in Beziehung bringen, der am Tage während der Bildung organischer Stoffe stärker ist als zur Nachtzeit; es ist anzunehmen, daß Calcium in irgend einer Weise beim Transport der Assimilate beteiligt ist.

Tabelle I. Buche.

Tag 21. VII. 100 Blätter wiegen 16,57 g. 100 Blätter messen 3026 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 54,76 g. Rohasche = 5,173 %.

Nacht 21./22. VII. 100 Blätter wiegen 15,09 g. 100 Blätter messen 2670 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 56,14 g. Rohasche = 7,457 %.

Tag 24. VII. 100 Blätter wiegen 15,12 g. 100 Blätter messen 2824 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 53,64 g. Rohasche = 5,51 %.

Nacht 31. VII./1. VIII. 100 Blätter wiegen 16,58 g. 100 Blätter messen 3171 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 52,29 g. Rohasche = 5,935 %.

Die Blätter enthalten in 100 Teilen Trockensubstanz (Gramme)

	21. VII. Tag	21./22. VII. Nacht	24. VII. Tag	31. VII./1. VIII. Nacht
K_2O	1,084	1,099	0,652	0,614
CaO	1,607	2,491	1,681	1,924
MgO	0,471	0,517	0,479	0,543
Fe_2O_3	0,060	0,060	0,052	0,072
P_2O_5	0,395	0,315	0,384	0,434
SiO_2	0,892	1,063	0,904	0,957
	Ein Quadratmeter Blattfläche enthält (Gramme)			
K_2O	0,593	0,617	0,349	0,321
CaO	0,879	1,398	0,899	1,006
MgO	0,258	0,290	0,256	0,284
Fe_2O_3	0,033	0,034	0,028	0,037
P_2O_5	0,216	0,177	0,205	0,227
SiO_2	0,489	0,597	0,484	0,501

Tabelle II. Eiche.

Tag 21. VII. 100 Blätter wiegen 27,16 g. 100 Blätter messen 4807 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 59,75 g. Rohasche = 4,088 %.

Nacht 21./22. VII. 100 Blätter wiegen 19,32 g. 100 Blätter messen 3402 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 56,78 g. Rohasche = 4,49 %.

Tag 24. VII. 100 Blätter wiegen 20,36 g. 100 Blätter messen 3471 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 58,66 g.

Nacht 31. VII. 100 Blätter wiegen 29,08 g. 100 Blätter messen 5119 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 56,81 g. Rohasche = 4,49 %.

Die Blätter enthalten in 100 Teilen Trockensubstanz (Gramme)

	21. VII. Tag	21. VII. Nacht	24. VII. Tag	31. VII. Nacht
K_2O	0,794	0,841	1,111	0,950
CaO	1,136	1,574	1,382	1,409
MgO	0,371	0,374	0,379	0,379
Fe_2O_3	0,070	0,074	0,069	0,054
P_2O_5	0,450	0,437	0,481	0,474
SiO_2	0,549	0,534	0,562	0,493

In 1 Quadratmeter Blattfläche sind enthalten (Gramme)

K_2O	0,455	0,477	0,652	0,540
CaO	0,679	0,894	0,811	0,800
MgO	0,221	0,212	0,223	0,215
Fe_2O_3	0,042	0,042	0,041	0,030
P_2O_5	0,269	0,248	0,282	0,269
SiO_2	0,328	0,303	0,329	0,280

Tabelle III. Andere untersuchte Baumarten.

I. Hasel.

Strauch. (Rotblätterige Abart.) Große üppig entwickelte Blätter.

Tag 22. VII. 100 Blätter wiegen 59,26 g. 100 Blätter messen 11452 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 51,75 g. Rohasche = 7,601 %.

Nacht 22./23. VII. 100 Blätter wiegen 52,58 g. 100 Blätter messen 10880 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 47,41 g. Rohasche = 8,14 %.

II. Platane.

Etwa 15jährige Bäume; je ein Drittel der Blätter von drei nebeneinander stehenden Bäumen entnommen.

Tag 22. VII. 100 Blätter wiegen 70,10 g. 100 Blätter messen 11772 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 59,56 g. Rohasche = 5,777 %.

Nacht 22./23. VII. 100 Blätter wiegen 63,27 g. 100 Blätter messen 10423 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 60,70 g. Rohasche = 6,103 %.

III. Acer dasycarpum. Etwa 15jähriger Baum.

Tag 22. VII. 100 Blätter wiegen 22,54 g. 100 Blätter messen 4757 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 47,38 g. Rohasche = 5,106 %.

Nacht 22./23. VII. 100 Blätter wiegen 14,51 g. 100 Blätter messen 3041 qcm. 1 qm Blattfläche wiegt 47,71 g. Rohasche = 5,93 %.

Tabelle III a.

100 Teile Trockensubstanz der Blätter enthalten (Gramme)

	Hasel		Platane		Ahorn	
	Tag	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht
K_2O	1,559	1,719	1,786	1,808	1,411	1,400
Na_2O	0,132	0,077	0,093	0,109	0,092	0,139
CaO	2,039	2,143	1,068	1,134	1,370	1,496
MgO	0,573	0,602	0,478	0,468	0,357	0,388
Fe_2O_3	0,175	0,148	0,065	0,061	0,074	0,075
P_2O_5	0,529	0,560	0,635	0,586	0,559	0,560
SiO_2	1,472	1,546	0,532	0,652	0,893	0,925
	1 Quadratmeter Blattfläche enthält (Gramme)					
K_2O	0,807	0,815	1,065	1,097	0,668	0,668
Na_2O	0,068	0,037	0,055	0,066	0,044	0,067
CaO	1,055	1,016	0,636	0,687	0,649	0,714
MgO	0,296	0,285	0,284	0,284	0,169	0,185
Fe_2O_3	0,091	0,070	0,039	0,037	0,035	0,036
P_2O_5	0,274	0,266	0,378	0,356	0,265	0,267
SiO_2	0,763	0,733	0,317	0,396	0,423	0,440

Tabelle IV.

Die Trockensubstanz der Blätter enthält in der Nacht mehr (+) oder weniger (—) als am Tage.

	K_2O	CaO	MgO	F_2O_3	P_2O_5	SiO_2
Platane	— 0,021	+ 0,064	— 0,009	— 0,004	— 0,049	+ 0,119
Hasel	+ 0,159	+ 0,104	+ 0,029	— 0,027	+ 0,032	+ 0,171
Ahorn	— 0,011	+ 0,126	+ 0,031	+ 0,001	+ 0,001	+ 0,031
Eiche 21. VII. .	+ 0,047	+ 0,437	+ 0,003	+ 0,004	— 0,013	— 0,015
Eiche 24./31. VII.	— 0,161	+ 0,027	— 0,001	— 0,015	— 0,007	— 0,069
Buche 21. VII. .	+ 0,016	+ 0,884	+ 0,046	+ 0,081	— 0,080	+ 0,171
Buche 24./31. VII.	— 0,037	+ 0,243	+ 0,065	+ 0,020	+ 0,049	+ 0,053



Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band L.



Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 10 Mk. 25 Pfg.,
für den Einzelverkauf 12 Mk. 80 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfzigster Band. Zweites Heft.
Mit Tafel I—V und 6 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1911

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im November 1911.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Cytologische Studien an Chytridineen.

Von

Walter Bally.

Mit Tafel I—V und 6 Textfiguren.

> Par son orientation générale et ses tendances dominantes la protistologie végétale nous apparaît comme une morphologie phylogénétique des organismes unicellulaires c'est à dire comme un des chapitres les plus essentiels de la philosophie naturelle.
>
> J. Pavillard.
> (Progressus rei Botanicae III.)

Im Sommer und im Herbst des Jahres 1908 trat in der Gegend von Düsseldorf an Kartoffeln eine bis dahin noch nicht bekannte Krankheit auf. Es stellte sich heraus, daß der Urheber der seltsamen geschwulstartigen Auswüchse *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. war, ein Pilz, den schon 1896 R. Schilbersky in Ungarn beobachtet und als Erreger dieses Krebses angesprochen hatte. Eine ganze Reihe kleinerer Publikationen hatten sich seit dieser Zeit mit jener *Chytridinee* befaßt und dennoch war gar manches in ihrem Entwicklungsgang rätselhaft: Das so stark überwiegende Auftreten der als Dauersporen bezeichneten Gebilde, das Eindringen in tieferliegende Gewebeschichten, die Keimung der Zoosporen, das alles und manche andere Einzelheit waren ungenügend beobachtet.

Ich faßte daher, nachdem mir genügend Material zur Verfügung stand, den Entschluß, diesen Pilz und die Veränderungen, die er im Bau seiner Wirtspflanze hervorruft, nach den Methoden der neueren Mikrotom- und Färbetechnik zu untersuchen. Aber je tiefer ich in die Materie eindrang, desto rätselhafter wurde sie mir.

Ich dachte deswegen daran, daß mir ein Vergleich mit anderen Chytridineen am ehesten Klarheit verschaffen könnte. Mein Suchen

nach solchen war nicht vergebens. Einmal gelangte ich in den Besitz größerer Mengen einer anderen unterirdisch lebenden Chytridinee, der auf *Rumex scutatus* L. schmarotzenden *Urophlyctis Rübsaameni* Magn., die allerdings mit *Chrysophlyctis endobiotica* wohl nur eine entfernte Verwandtschaft zeigt. Zum anderen war ein Vergleich mit *Synchytrium*-Arten wünschenswert und es bot sich mir das klassische *Synchytrium Taraxaci* de Bary et Woronin in günstigen Entwicklungszuständen dar. Während ich mit diesen Untersuchungen beschäftigt war, publizierte J. Percival seine Arbeit über die Cytologie von *Chrysophlyctis endobiotica.* Er war, unabhängig von mir, auf den gleichen Wegen gewandelt, wie ich. So sind denn auch unsere Resultate im großen und ganzen die gleichen. Was mich dennoch veranlaßt, meine Untersuchungen zu publizieren, das ist vor allem der Einblick, den ich an den ursprünglich nur als Vergleichsobjekten herangezogenen beiden genannten Spezies in die Entwicklungsgeschichte der Chytridineen getan habe. Darauf gründet sich eine von der Percivalschen abweichende Deutung der von ihm und mir beobachteten Tatsachen.

Auf Grund der so gewonnenen Vorstellungen und der in zahlreichen Arbeiten der letzten Jahre enthaltenen cytologischen Daten möchte ich dann in einem letzten Abschnitt auf die Bedeutung all dieser Tatsachen für eine phylogenetische Systematik der so wichtigen und leider oft so vernachlässigten Gruppe der Chytridineen zu sprechen kommen.

Aber parasitologische Arbeiten pflegen zwiefache Erkenntnisse zutage zu fördern. Einmal interessiert uns der Entwicklungsgang des Parasiten, zum anderen sind die Veränderungen, die der Wirt unter dem Einfluß der vom Parasiten ausgehenden Reize erleidet, von Bedeutung. Die Schilderung all dieser Veränderungen soll in dem Gang der Darstellung am passenden Ort eingeflochten werden.

So ergeben sich denn vom relativ einfachen und durch andere Untersuchungen besser bekannten zum komplizierteren schreitend folgende Kapitel:

I. *Synchytrium Taraxaci* de Bary et Woronin.

a) Entwicklung des Pilzes.

Dieser Pilz wurde zum ersten Mal 1865 von de Bary und Woronin beschrieben und in einer für die damalige Zeit außerordentlich vollständigen Weise untersucht. Auf Grund dieser Untersuchungen stellten de Bary und Woronin die Gattung *Synchytrium* auf, die sie den wenigen damals bekannten Chytridineengattungen *Chytridium* A. Br. und *Rhizidium* A. Br. anschlossen. Die Keimung der Sorussporangien, das Austreten der Schwärmer, die Infektion neuer *Taraxacum*-Pflanzen, die Bildung von „Primordialkugeln", das Heranwachsen dieser zu Sporangiensori, dann das Auftreten von Dauersporen, all das wurde aufs sorgfältigste beobachtet und durch gute Zeichnungen belegt. Seit jener Zeit ist nun die Gattung *Synchytrium* an Artenzahl sehr reich geworden, wie überhaupt die ganze Familie der Chytridineen. Schon 1884 sprach de Bary von einer „nachgerade sehr mannigfaltigen Reihe mikroskopischer Formen".

Anfangs der neunziger Jahre erwachte dann auch das Interesse der Cytologen an diesen Formen. Vor allem mußte und muß auch heute noch das Problem anziehend erscheinen, wie aus dem einen Kern der „Primordialkugel" de Barys sich die oft nach Hunderten zählenden Kerne der Sporangiensori heranbilden. Die Frage, welche Rolle dabei mitotischen, welche amitotischen Vorgängen zukommt, schien besonders durch die schöne Arbeit von Kusano (09) entschieden, wurde aber gleich darauf durch die von Griggs an *Synchytrium decipiens* Farlow gemachten Beobachtungen neu aufgerollt.

Wenn nun auch die auf die Cytologie von *Synchytrium* sich beziehende Literatur vor kurzem von J. Pavillard in trefflicher Weise zusammengestellt worden ist, so halte ich es doch für das Verständnis des folgenden für notwendig, hier noch einmal in kurzen Zügen darauf einzugehen. Die ersten Untersucher Dangeard und

Rosen wandten sich an das auch von mir herangezogene *Synchytrium Taraxaci*. Dangeards Arbeiten waren mir leider nicht zugänglich. Verschiedenen Referaten entnehme ich, daß er gefunden hat, daß sich der primäre Kern amitotisch, die folgenden sich mitotisch teilen. Auch Rosen (92) will eine amitotische Teilung des Primärkerns und der folgenden Kerne gesehen haben. Aus der von ihm gegebenen Fig. 9 geht das nicht ohne weiteres hervor und seine Beschreibung ist auch recht anfechtbar, ganz abgesehen davon, daß die angewandten Färbungen modernen Ansprüchen nicht mehr genügen. Was Griggs (09 a, b) und Kusano (09) als Amitosen beschrieben haben, weicht, wie wir gleich sehen werden, von den Rosenschen Anschauungen durchaus ab. Die Rosensche Fig. 9 kann nach meinen Erfahrungen auch anders gedeutet werden. Es kann sich nämlich erstens ebenso gut um eine Kopulation von zwei Kernen, wobei die Nucleoli zuerst zusammentreten, handeln. Wir werden unten bei *Urophlyctis Rübsaameni* Gelegenheit finden, ähnliche Fälle kennen zu lernen, die mir trotz eingehendster Beobachtung noch jetzt die beiden Deutungen zuzulassen scheinen. Oder aber zweitens kann ein Beobachtungsfehler vorliegen, indem der eine Kern über den anderen gelagert ist. Auch hier gilt es mit der größten Vorsicht und mit Vergrößerungen zu arbeiten, die die von Rosen benützten übertreffen. Weiterhin gibt dann Rosen auch an, Mitosen beobachtet zu haben, von denen er allerdings nur eine recht vage Beschreibung gibt. Klarer ist hingegen seine Fig. 11, wo er das Zurücktreten des Chromatins an die Kernmembran in richtiger Weise wiedergibt.

Der nächste, der sich mit *Synchytrium*-Arten (*decipiens* und *Taraxaci*) beschäftigt hat, ist Harper (99). Er wollte hauptsächlich die Vorgänge, die zur Bildung der Sori aus der einheitlichen vielkernigen Spore führen, kennen lernen. Er hat gezeigt, wie vom Rande her schreitende Zerklüftungen das Sporangium in immer kleinere Teile zerstückeln. Zuletzt bestehen bei *Synchytrium decipiens* zahlreiche einkernige, bei *Synchytrium Taraxaci* vielkernige Stücke. All diese Vorgänge spielen sich, wie das auch Kusano (09) sah und was ich ebenfalls an meinen Präparaten bestätigen konnte, durchaus unabhängig von Kernteilungen ab. Mit dem Studium der Teilung des primären Kerns haben sich dann F. L. und A. C. Stevens (03) abgegeben. Sie kamen an dem amerikanischen *Synchytrium decipiens* zu Resultaten, die von den Rosenschen und Dangeardschen recht abwichen. Es konnte nämlich konstatiert werden, daß sich

der primäre Kern auf mitotischem Wege teilt. Von besonderem Interesse war das Verhalten des Nucleolus, der einen großen Teil seines Chromatins zunächst in die Kernhöhle abgibt. Aus diesem Chromatin werden dann die Chromosomen gebildet. In einer weiteren Arbeit hat dann F. L. Stevens (07) das Schicksal der sekundären Kerne verfolgt und dabei sowohl amitotische als auch mitotische Kernteilungsfiguren zu sehen bekommen. An dem von Stevens fixierten und eingebetteten Material hat Griggs (08, 09 a, b, c) die Untersuchungen fortgesetzt. Als Hauptresultate der Forschungen der beiden Amerikaner können gelten: Der primäre Nucleus teilt sich mitotisch, die sekundären Kerne können sich mitotisch oder amitotisch teilen. Griggs (09 a) glaubt, daß sich amitotische Teilungen besonders in einer ganz bestimmten Periode, der Irregularitätsperiode, finden. Es zeigen sich dabei zwei ganz verschiedene Typen von Amitosen: 1. Kernknospung (nuclear gemmation): Der Nucleolus gibt kleine Stücke in die Kernhöhle ab, die dann die Kernmembran durchwandern, sich im Cytoplasma mit einer eigenen Membran umgeben und so neue Kerne darstellen. Den 2. Vorgang bezeichnet Griggs als Heteroschizis: Es erfolgt hier zuerst eine Auflösung der Kernmembran, worauf sich dann der Nucleolus in zahlreiche Stücke zerteilt, die wiederum zu neuen Kernen werden. Die so auf amitotischem Wege entstandenen Kerne sollen sich dann weiterhin nach Griggs wieder mitotisch teilen. Die Mitose dieser sekundären Kerne wurde sorgfältig beobachtet. Einem, nach meiner Ansicht fälschlich genannten Spiremstadium folgte Spindelbildung, während der sich die Membran des Kernes auflöst, der Nucleolus wird in das Cytoplasma gestoßen, die Chromosomen, deren Zahl 4 beträgt, weichen auseinander, die Spindel beginnt sich außerordentlich intensiv zu strecken. Erst nachdem die Tochterkerne schon recht weit auseinandergerückt sind, bildet sich ein Aster aus, von dem dann in ähnlicher Weise wie das zuerst von Harper (97) für Ascomyceten beschrieben wurde, die Bildung der Kernmembran vor sich geht. Aus der Beobachtung, daß amitotischen Teilungen mitotische folgen, zieht Griggs den scheinbar etwas voreiligen Schluß, daß die Zahl vier der Chromosomen ein rein physiologisches Merkmal sei und daß man bei *Synchytrium* nicht von einer morphologischen oder materiellen Kontinuität der Chromosomen sprechen darf.

Gleichzeitig mit Griggs und Stevens hat Kusano das japanische *Synchytrium Puerariae* Miyabe bearbeitet und zum Vergleich

auch *Synchytrium decipiens* herangezogen (07 a, b, 08, 09). Es sind das die sorgfältigsten Arbeiten, die wir bis heute über die Cytologie der Chytridineen besitzen. Nach Kusano teilen sich die Kerne wohl in den allermeisten Fällen auf karyokinetischem Wege. Doch gibt er auch (09) eine Figur (82), die wohl mit den Griggsschen Anschauungen übereinstimmt. Bei der Beobachtung der Mitosen des primären und der folgenden Kerne interessiert ihn hauptsächlich das Schicksal der chromatischen Substanz. In jungen Kernen ist diese in ihrer Gesamtheit im Nucleolus aufgespeichert. Während des Wachstums gibt dann der primäre Nucleolus sekundäre Nucleolen in die Kernhöhle ab und es bilden sich gleichzeitig in ihm stärkere Vacuolen aus. Die sekundären Nucleoli werden in einem noch späteren Stadium wieder chromatinärmer. Aus den übrigbleibenden Resten bilden sich dann die Chromosomen in der Zahl 5 aus. Die Kernmembran beginnt nun aufgelöst zu werden, während sich die Spindelfasern, die allem Anschein nach intranucleären Ursprungs sind, sich ausbilden. Leider gelang es weder Kusano noch Stevens, den primären Kern später als in der Metaphase zu beobachten. Es ist das eine empfindliche Lücke, die ich aber zu meinem Bedauern auch nicht ausfüllen kann. Es scheint sich eben wohl dabei nur um kurze Zeit währende Stadien zu handeln. Weiter sah Kusano, daß sich die Teilungen der sekundären Kerne im wesentlichen in der gleichen Weise abspielen, wie die des primären. Hier konnten nun auch Telophasen beobachtet werden. Bemerkenswert war bei der Bildung des neuen Kerns das Auftreten von Astern, in deren Zentrum ein centrosomähnlicher Körper beobachtet wurde. Von diesem Körper, den Kusano als Karyodermatoblasten bezeichnet, geht die Bildung der Kernmembran vor sich. Hier stimmen die Beobachtungen von Kusano und Griggs gut überein.

Es seien dann noch in aller Kürze die Arbeiten von Rytz und Löwenthal (04) erwähnt. Die cytologischen Beobachtungen von Rytz erstrecken sich auf Arten, deren Inhalt vor der Sorusbildung aus der alten Sporenmembran heraustritt. Leider ist es ihm nicht gelungen, Kernteilungen zu finden, die gerade bei den von ihm untersuchten Arten viel Interessantes hätten bieten können. Löwenthal, der als Krebsforscher sich mit Chytridineen als den möglichen Erregern von krebsartigen Geschwülsten beschäftigt hat, hat auch *Synchytrium Taraxaci* herangezogen, während er in seiner zweiten Arbeit einige Beobachtungen über *Synchytrium Anemones* Woronin

gibt. Auch ihm gelang es nicht, die Kernteilungen, die mir in so großer Menge entgegentraten, zu erwischen. Über die Deutung seiner Figuren werde ich am passenden Ort bei Besprechung meiner Befunde mich mit ihm auseinandersetzen und damit komme ich auf meine eigenen Untersuchungen zu sprechen.

In der Umgebung von Bonn suchte ich lange Zeit vergebens nach *Synchytrium Taraxaci*. Als ich nach der von de Bary gegebenen Vorschrift Wiesen an der Sieg absuchte, die gerade in dem durch Hochwasser ausgezeichneten Sommer 1910 öfters überschwemmt worden waren, fand ich auch richtig infizierte Pflanzen. Aber die aufgefundenen Entwicklungsstadien waren ungünstig, es waren meist alte Blätter mit Sori, die ihre Schwärmsporen schon abgegeben hatten. Glücklicher war ich in Bern, wo ich mich von Mitte August bis Ende September 1910 aufhielt. Hier waren, wie das ja auch schon Lüdi berichtet, auf den Wiesen viele kräftige Stöcke von *Taraxacum officinale*, die auch junge Blätter trieben, reichlich infiziert. Es handelte sich dabei durchaus nicht immer um Standorte, die auch nur zeitweise von Wasser überschwemmt sind, während ich mich in der Bonner Umgebung streng an solche Stellen halten mußte. Das schien mir etwas rätselhaft. Eine mögliche Lösung bot sich mir bei einem kurzen Berner Aufenthalt im Dezember 1910. Es war ein Föhntag. Der heiße Wind hatte die zentimeterhohe Schneeschicht, die kurz vorher noch auf den Wiesen gelegen hatte, zum Schmelzen gebracht. An dem gleichen im Sommer oft besuchten Standort fand ich wieder die *Taraxacum*-Pflanzen. Einige wenige kleine Blättchen schienen den Winter zu überdauern. Sie waren beinahe alle infiziert. So scheint es denn höchst wahrscheinlich, daß das Schneeschmelzwasser auch hier bei der Übertragung der Schwärmsporen eine maßgebende Rolle spielt. Es sei an dieser Stelle an die ganz ähnlichen an alpinen Synchytrien gemachten hübschen Beobachtungen von Rytz erinnert. Ein gewisser Widerspruch gegen diese Anschauung liegt allerdings in den Versuchen Lüdis, der Kälte als hemmend für die Tätigkeit der Zoosporen bezeichnet. Aber es kommen eben in der freien Natur wohl manche Bedingungen hinzu, die sich im Versuchstopf nicht gut nachmachen lassen.

Als Fixierungs-Flüssigkeit stand mir damals in Bern gerade nur Alkoholeisessig (nach der im Strasburgerschen großen Praktikum gegebenen Vorschrift) zur Verfügung. Die infizierten Blätter verblieben darin ein bis zwei Tage und wurden dann in 80%igem

Alkohol aufbewahrt. Die Fixierung war so trefflich, daß ich die Nichtanwendung anderer Fixierungsflüssigkeiten nicht zu bereuen hatte. Das Material wurde weiterhin in Paraffin eingebettet und mit dem Microtom in 5 μ dicke Schnitte zerlegt. Gefärbt wurde mit Eisenalaun-Haematoxylin nach Heidenhain und Safranin-Gentiana-Orange nach Fleming und nach dem Pianeseschen Malachitgrün-Säurefuchsinverfahren. Mit Fuchsin-Jodgrün konnte ich nicht so günstige Resultate erzielen, wie das Kusano (09) angibt. Auch das Dreifarbenverfahren hat mich nicht sehr befriedigt, die besten Resultate ergab immer Eisenalaun-Haematoxylin. Merkwürdig ist, daß sich verschiedene in gleichem Blatt sich befindende gleichaltrige Synchytrien ganz verschieden gut färben. Ja es zeigten sich auffallende Unterschiede in den verschiedenen Sporangien ein- und desselben Sorus, ein Verhalten, das eine gute mikroskopische Kontrolle beim Ausziehen des Haematoxylin recht erschwert, das aber auf der anderen Seite doch auch wieder gewisse Vorteile bietet. Einem ungleichmäßigen Eindringen der Fixierungsflüssigkeit wird wohl die Schuld an diesem Verhalten zuzuschreiben sein.

Die am häufigsten angetroffenen Entwicklungsstadien waren Sporangiensori, die teils noch ungeteilt, teils schon in Sporangien zerklüftet waren. Ganz junge einkernige Sporen waren wohl wegen der etwas vorgerückten Jahreszeit nicht so häufig anzutreffen.

Die jüngsten von mir untersuchten Stadien waren einkernige Sporen. Daß sie von beträchtlichem Alter sein müssen, zeigten schon die im Vergleich zu den umgebenden stark vergrößerten infizierten Zellen des *Taraxacum*. Fig. 1 A, B (Taf. I) soll als Beispiel dienen. In der angeschwollenen Wirtszelle, deren Kern Veränderungen aufweist, auf die ich später noch zu sprechen komme, liegt die mit einer ziemlich starken Membran umgebene Spore. Ihr Plasma zeigt wabigen Bau. Der stattliche Kern weist einen großen Nucleolus und eine Anzahl sekundär entstandener Nucleoli auf. Mit Haematoxylin färben sich der primäre und die sekundären Nucleolen schwarz, mit Safranin-Gentiana der primäre rot, die sekundären blau, mit Malachitgrün-Säurefuchsin der primäre grün, die sekundären rötlich.

Über die Entstehung dieser sekundären Nucleolen erteilt Fig. 3 (Taf. I) Aufschluß. Da sehen wir dicht an den den Farbstoff schlecht speichernden Primär-Nucleolus angelagert einige sekundäre Nucleolen. Ein weiteres Stadium soll Fig. 4 (Taf. I) darstellen. Im Primär-Nucleolus sind stark lichtbrechende Vacuolen aufgetreten,

sein Vermögen, Farbstoffe zu speichern, ist noch geringer geworden, aber auch die sekundären Nucleolen zeigen in ihrem Innern helle Partien; manchmal ist in ihnen das Chromatin halbmondförmig um einen hellen Hof gelagert. Das sind nun alles Dinge, die schon Stevens (03) und besonders ausführlich Kusano beschrieben haben (09). Kusano, dessen Objekt wohl gerade für diese Stadien günstiger war als meines, legt auf die Auswanderung der von ihm so genannten sekundären Nucleolen großen Wert. Er konnte deutlich verfolgen, wie die sekundären Nucleolen immer chromatinärmer werden und wie sich schließlich aus dem wenigen übriggebliebenen Chromatin die Chromosomen herausbilden. Das alles konnte ich beim primären Kern nicht beobachten, was ich indes nur der Tatsache zuschreibe, daß mir eben zu wenig einkernige Sporen vorlagen.

Wohl konnte ich aber eine andere Erscheinung wahrnehmen. Fig. 5 (Taf. I) zeigt, wie sich in einem Kern einige Lininelemente herausgebildet haben, und wie am Ende dieser Stränge sich an der Kernwand sekundäre Nucleolen anhäufen, wie auch bereits einige sich außerhalb der Kernwand im Cytoplasma vorfinden. Noch deutlicher ist das alles in Fig. 6 und 7 (Taf. I) zu sehen, die, obwohl einem mehrkernigen Stadium entstammend, doch gleich hier vorweg genommen seien. Diese Vorgänge entsprechen wohl zweifellos der Griggsschen Kernknospung (Nuclear gemmation). Die Frage, ob aus diesen in das Cytoplasma übergewanderten Chromatinstücken dort neue Kerne ihren Ursprung nehmen oder ob sie aufgelöst werden, konnte für dieses Objekt nicht entschieden werden. Für die erste Ansicht spricht das gar nicht so seltene Vorkommen ungleich großer Kerne in den mehrkernigen Sporangiensori. Recht extreme Fälle zeigen die Fig. 8, 9 und 10 (Taf. I). Zum Vergleich könnten auch die Fig. 2 von Stevens (07) und Fig. 3, 5, 6, 9, 13, 18, 19 von Griggs (09 a) herangezogen werden. Und doch möchte ich für *Synchytrium Taraxaci* nicht ohne weiteres der Deutung von Griggs zustimmen, die ich für den vom ihm beobachteten Fall übrigens als durchaus richtig ansehe. Aber meine Fig. 8, 9, 10 scheinen mir noch folgende andere Auslegungen zuzulassen: 1. Es könnten einzelne Kerne in ihren Teilungen gegenüber der großen Mehrzahl zurückgeblieben sein. 2. Es könnten Kerne, die sich bereits geteilt hatten, wieder verschmelzen. Gerade Fig. 8 (Taf. I) zeigt an einigen Stellen ein deutliches paarweises Zusammenrücken von kleinen Kernen und es ist das nicht der einzige Fall dieser Art, den ich beobachten konnte. In einer ganzen

Menge etwa gleichaltriger Stadien, die sich im übrigen nicht durch verschieden große Kerne auszeichneten, habe ich ganz ähnliches gesehen. Gegen das Vorhandensein einer solchen Karyogamie könnte nur angeführt werden, daß das Zusammenstoßen verschiedener Nucleolen sowie die Bildung einer neuen Kernmembran nicht mit genügender Sicherheit festgestellt werden konnten. In diesem Zusammenhang sei dann noch einmal an die Rosensche Fig. 9 erinnert, die, wie schon erwähnt, in dem eben gegebenen Sinne gedeutet werden kann. Weitergehende theoretische Betrachtungen an diese wenigen und noch unsicheren Fälle zu knüpfen, wäre zwar verlockend, erscheint mir aber verfrüht. Auch auf die Bedeutung der nucleolären Knospung will ich hier noch nicht eingehen. Bei der Besprechung von *Chrysophlyctis endobiotica* soll gezeigt werden, wie dieser in der Gattung *Synchytrium* wohl nur gelegentlich auftretende Vorgang dort eine weittragende die wichtigsten Lebensvorgänge beherrschende Bedeutung gewinnt. Dort und im letzten Kapitel soll darüber auch das nötige Theoretische gesagt werden. Und damit verlasse ich die für die große Menge untersuchter Schnittserien recht seltenen Fälle amitotischer Kernteilungsvorgänge, um zu den viel häufiger gefundenen karyokinetischen Bildern überzugehen.

Die mitotische Teilung des Primärkerns konnte ich nicht beobachten, doch zweifle ich nicht daran, daß es einem Untersucher, dem im richtigen Moment fixiertes Material vorliegt, gelingen wird, die Befunde von Dangeard und Rosen in dieser Hinsicht richtig zu stellen. Was ich in Fig. 1, 3 und 4 abbilde, das kann verglichen mit den Kusanoschen Figuren als erster vorbereitender Schritt einer mitotischen Teilung angesehen werden. Bessere Aufschlüsse über die Teilungsvorgänge boten die mehrkernigen unzerklüfteten oder zerklüfteten Sporangiensori, in denen ich alle irgendwie erwünschten Zustände auffinden konnte. Der Teilungsmodus in den jüngeren mit noch größeren Kernen versehenen Stadien weicht von dem der älteren kleinkernigen in einem wesentlichen Punkte ab. Die beiden sollen deshalb gesondert betrachtet werden.

1. Kernteilung in unzerklüfteten Sporangiensori.

Es fanden sich alle möglichen Entwicklungszustände von ganz wenigkernigen (8—16) bis zu solchen, die mehrere hundert Kerne enthielten, vor. Die Teilungen spielen sich aber überall in wesentlich derselben Weise ab, ich ziehe es jedoch vor, Beispiele aus recht jungen großkernigen Exemplaren, an denen alle Details viel deutlicher hervortreten, heranzuziehen.

a) Ruhende Kerne sind schon in Fig. 9 wiedergegeben. Fig. 11 (Taf. I) soll als weiteres Beispiel dienen. Sie unterscheiden sich vom primären Nucleus hauptsächlich durch ihre immer in größerer Anzahl vorhandenen sekundären Nucleolen, ferner durch das Vorhandensein von Lininsträngen, die sich bei genügender Vergrößerung immer nachweisen lassen. Ob sich alle sekundären Nucleolen vom primären Nucleolus ableiten lassen, erscheint mir fraglich, zwei bis drei sind immer vorhanden, und erst in den ersten Stadien der Prophasen findet eine reichliche Abgabe von Chromatin aus dem Karyosom in die Kernhöhle statt. Ich möchte übrigens hier bemerken, daß der Ausdruck „Abgabe von Chromatin aus dem Nucleolus in die Kernhöhle“ leicht falsche Vorstellungen erwecken kann. Selbst aus den Bildern von Kusano geht die Berechtigung einer solchen Ausdrucksweise nicht ohne weiteres hervor. Die Kritik, die in ausgiebiger Weise zuletzt Zacharias solchen Anschauungen zuteil werden ließ, war, wenn sie wohl auch den wenigsten Cytologen willkommen war, doch durchaus am Platz. Was wir aus unseren gefärbten Präparaten herauslesen können, ist die Tatsache, daß der primäre Nucleolus Vacuolen aufweist, daß er in geringerem Maße Farbstoffe speichert, und daß zu gleicher Zeit in der Kernhöhle Körper auftreten, die dieses Vermögen Farbstoffe zu speichern in einem höheren Maße besitzen. Wenn wir also von „Auswandern“ oder „Abgeben“ von Chromatin sprechen, so müssen wir uns bewußt sein, daß wir damit eine aus unseren Bildern herausgelesene Abstraktion ausdrücken. Wenn wir uns das vor Augen halten, so dürfen wir wohl der Kürze halber und bis uns die chemische Erforschung der Bestandteile des Zellkerns eines anderen lehrt, die eben genannten Worte „Auswandern“ usw. gebrauchen.

b) Prophasen. Das erste Anzeichen beginnender Teilung ist das starke Überhandnehmen von Chromatinteilen in der Kernhöhle, das mit einer immer schwächeren Färbbarkeit des Nucleolus zusammenläuft. Zugleich treten im primären Nucleolus stark lichtbrechende Partien, Vacuolen, auf. Diese Vakuolisierung konnten Stevens und Griggs an sekundären Nucleolen nicht, Kusano nur in besonders gut gelungenen Präparaten feststellen, während sie bei meinen Präparaten besonders der jüngeren Stadien in der Regel sehr deutlich hervortrat. Fig. 12 (Taf. II) soll das eben Gesagte erläutern, während Fig. 13 (Taf. II) schon einen weiteren Schritt darstellt. Wir sehen da, wie der vakuolisierte Nucleolus seine einst kugelige Gestalt in eine elliptoidische verwandelt hat und

sich in ganz ähnlicher Weise wie das für den als Synapsis bezeichneten meiotischen Teilungszustand höherer Pflanzen bekannt ist, eng an die Kernmembran anschmiegt. Zugleich wird das Lininfadenwerk, auf dem sich die Chromatinkörner verteilen, dichter. Auf einer folgenden Stufe (Fig. 15, 16 Taf. II) sehen wir dann bereits den Nucleolus außerhalb der Kernmembran liegen, deren Auflösung schon anfängt, sich bemerkbar zu machen. Ich habe lange nach Präparaten gesucht, die mir über diesen Vorgang hätten Klarheit verschaffen können, das einzige Bild, das vielleicht in dem Sinne einer Ausstoßung des Nucleolus gedeutet werden kann, ist Fig. 14 (Taf. II). Seine Reproduktion sei nicht unterlassen, trotzdem mir nicht ausgeschlossen scheint, daß das Mikrotommesser hier einen Schabernack gespielt hat. Den besprochenen Stadien reihen sich nun in rascher Folge — die Fig. 15—20 (Taf. II) entstammen demselben Sorus — die Vorgänge, die zur Bildung der Spindel führen, an. Fig. 15, 16, 17 könnten etwa als multipolare Spindelanlage bezeichnet werden, wobei aber ein analoger, kein homologer sich in der meiotischen Teilung der höheren Gewächse abspielender Vorgang zum Vergleich herangezogen wird. Denn hoffentlich geht aus meinen Bildern unzweifelhaft hervor, daß die Spindelfasern, die sich nun in einem Meridian zusammenziehen, intranucleären Ursprungs sind. Sie sind aus Lininsubstanz hervorgegangen. Die zuerst in größerer Anzahl vorhandenen Chromatinkörner verschwinden bis auf wenige. Diese rücken auch an die mediangelegenen dichter angeordneten Spindelstränge, wo sie sich zunächst ganz unregelmäßig verteilen (Fig. 20 Taf. II). Die Kernmembran verschwindet währenddessen langsam, auch die nicht zur Bildung der Spindel verwendeten Lininstränge fallen der Auflösung anheim.

Es sei in kurzen Worten hier auf die Bedeutung dieser Prophase hingewiesen, für deren Studium sich mein Objekt günstiger erwiesen hat als die von Kusano und Griggs untersuchten *Synchytrium*-Arten. Zwei Dinge scheinen mir dabei besonders von Wichtigkeit zu sein.

1. Die Rolle des Nucleolus, den wir mit Berghs als einen Nucleonucleolus oder mit den Protozoenforschern (Doflein) als Amphinucleolus bezeichnen können. Auf die Bedeutung dieses Nucleolus als Chromatinreservoir und auf die Bedenken, die sich gegen diese Auffassung äußern lassen, will ich hier nicht noch einmal eingehen, ich kann auf das, was Kusano über diesen Punkt sagt, hinweisen.

Hier interessiert uns mehr, daß der nur schwach sich färbende Nucleolus während der ganzen nun folgenden Vorgänge außerhalb der Kernmembran weiter persistiert. Das gleiche Verhalten wurde schon von Griggs und Kusano beobachtet, jener weist auf ähnliche Fälle bei Ascomyceten (Guilliermond 05) hin. Ich möchte hier auch analoge Beobachtungen, die Olive bei der Kernteilung der Uredineen gemacht hat, zum Vergleich heranziehen. Fassen wir einmal den Nucleolus als „Store-house" für die Bildung der bei der Kernteilung benötigten Elemente auf, so können wir wohl auch die Anschauung teilen, daß er eben zuviel Stoffe gespeichert hat und daß er die überflüssigen nun an das Cytoplasma abgibt. Immerhin ist der ganze Vorgang doch sehr merkwürdig und wird noch bedeutungsvoller dadurch, daß die meisten bis dahin bekannten Fälle, in denen ein Gleiches beobachtet wurde, heterotrophen Pilzen entstammen. Sollte nicht diese Tatsache ein gewisses Licht auf die ernährende Rolle des Nucleolus werfen? Diese Frage zu diskutieren, erscheint mir jedoch bei der geringen Kenntnis, die wir heute überhaupt noch von den Kernen der Pilze und Algen haben, verfrüht. Hier sei nur auf die von unserem Fall so verschiedenen Vorgänge, die sich bei der Teilung der Kerne von Protozoen (Hartmann 11) oder verschiedener niedriger Algen (Němec 10a, *Cladophora*, Berghs *Spirogyra*) oder bei *Plasmodiophora* (Faworsky) abspielen, hingewiesen. In all den genannten Fällen tritt eine Verteilung der weniger färbbaren Substanzen des Nucleolus auf die Tochterkerne, die mit der Teilung der in den Chromosomen vorhandenen chromatischen Substanz isochron verläuft, ein, wie das ja auch von Wager und früher schon von Rosen (95) für die Kerne der Wurzelspitzen von *Phaseolus* beschrieben und abgebildet wurde. Ein Austreten des Nucleolus aus der Kernmembran während der Prophase oder später findet in den genannten Fällen nicht statt. Ein genaueres Nachforschen nach den Ursachen dieses so überaus verschiedenen Schicksals der Nucleolen kann vielleicht auch einmal, wenn wir soweit sein werden, die komplizierten Kernverhältnisse der höheren Pflanzen aus den einfacheren der niederen Gewächse abzuleiten, zur Klärung der immer noch so stark umstrittenen Nucleolusfrage beitragen.

2. Die Bildung der Spindel geht wohl hier zum ersten Mal für die sekundären Kerne mit der erwünschten Klarheit hervor, während für den primären Kern von *Synchytrium decipiens* Stevens (03) schon die Verhältnisse zutreffend beschrieben hat. Kusanos

Bilder lassen uns für diesen Punkt im Stich, während Griggs, der wohl günstige Stadien vor sich hatte, seine Präparate zu wenig differenziert hat. So kommt es denn, daß er von einem „Spiremstage“ spricht, obwohl zwischen dem, was er Spirem nennt und dem gleichnamigen Stadium der meiotischen Kernteilung höherer Pflanzen gar keine Ähnlichkeit besteht.

Was uns entgegentritt, das sind die die ganze Kernhöhle zunächst kreuz und quer durchziehende Lininstränge, die sich später in einem Meridian ansammeln und die die entfernt liegenden Chromatinkörner gewissermaßen heranziehen. Von einer Chromatinschleife, wie sie bei der Synapsis beobachtet werden kann, ist hier keine Rede und auch das betreffende Stadium der vegetativen Kernteilung höherer Gewächse zeigt, selbst wenn wir Fälle wie die von Strasburger (00) geschilderten intranucleär gebildeten Spindeln von *Lilium Martagon* heranziehen, mit dem hier vorgefundenen nur eine entfernte Ähnlichkeit. Vor allem ist die Funktion, die die Lininfäden später als Spindelfasern übernehmen, etwas von den von höheren Gewächsen her bekannten Tatsachen durchaus verschiedenes. Auch bei Ascomyceten (Harper 97), um nur eine Pilzgruppe mit intranucleärer Spindelbildung zu nennen, herrschen andere Verhältnisse, indem dort die Faserbildung von den Polkappen ausgeht. Anknüpfungen dürften vielleicht am ehesten bei den Plasmodiophoraceen (*Sorosphaera Veronicae* Maire und Tison 10) zu suchen sein.

c) Metaphasen. Die vorher parallel verlaufenden Lininstränge, die zur Spindel werden sollen, beginnen gegeneinander zu divergieren (Fig. 20, Taf. II). Es zeigen sich nun auch einzelne besonders stark hervortretende Fasern (Fig. 21—23, Taf. II). Die Kernmembran löst sich auf (Fig. 22, 23, Taf. II), ohne daß das Cytoplasma bis zur Spindel herantritt, ein heller Hof bleibt noch ziemlich lange Zeit bestehen. Die Chromatinkörner rücken zusammen und werden zu Chromosomen. Dieses Zusammenrücken kann, wenn die Spindel schon fertig gebildet ist, noch nicht vollendet sein. So deute ich wenigstens die Fig. 21 (Taf. II), wo scheinbar fünf Chromosomen vorhanden sind, wo aber das seitwärts gelegene fünfte noch den Lininstrang zeigt, auf dem es herangeholt worden ist. Häufige Zählungen ergaben nämlich vier als Chromosomenzahl in der Metaphase (Fig. 22, Taf. II), acht in der Anaphase (Fig. 24, Taf. II), die sich als durchaus konstant erwies und die mit der von Griggs und Stevens für *Synchytrium decipiens* angegebenen Zahl übereinstimmt, während Kusano für *Synchytrium*

Puerariae fünf als Chromosomenzahl angibt. Über die Spaltung der Chromosomen näheres zu erfahren, verhindert uns ihre geringe Größe. Doch zeigt Fig. 23 (Taf. II), daß diese Spaltung nicht gleichzeitig vor sich geht, die zwei äußeren sind schon gespalten, die beiden inneren noch nicht. Der Nucleolus persistiert, in den Präparaten, denen Fig. 21 u. 22 (Taf. II) entstammen, ist er nur vom Schnitt nicht getroffen worden. In den Mitosen der späteren Kerne verhält er sich etwas anders als in den eben angeführten jüngeren Stadien entstammenden Bildern. Hier ist nach einiger Zeit von einem Inhalt des Nucleolus nichts mehr zu sehen, es bleibt nur ein dunkler Hof (vielleicht die Membran?) zurück (Fig. 25, Tafel II).

d) Anaphasen. Fig. 23 u. 24 (Taf. II) leiten schon zur Anaphase über. Zwischen ihnen und Fig. 26 u. 27 (Taf. II) fehlt mir ein Übergangsstadium, ich werde es aber bei der Darstellung der in den zerklüfteten Sori vor sich gehenden Teilungen schildern, wo wohl für diesen Punkt die Verhältnisse nicht allzu abweichend sind. Eine Unterscheidung von Linin und Chromatin ist in dieser Periode auch in Präparaten, die mit dem Dreifarbenverfahren gefärbt wurden, schwer zu finden. Den gewöhnlichen Anblick, der sich ziemlich häufig bietet, stellt Fig. 27 (Taf. II) dar. Die persistierenden Nucleolen fallen auch hier auf, dann ist aber besonders die außerordentlich starke Streckung, die die Spindel inzwischen erfahren hat, verblüffend. Auch darin zeigt sich zwischen den Beobachtungen Kusanos, Griggs und den meinen Übereinstimmung. Auf ähnliche Bilder bei Ascomyceten, Uredineen, Myxomyceten, Hydrodictyon weist auch Kusano hin (Maire 05, Guilliermond 05, Olive, Harper 00, Timberlake), als Ergänzung kann ich *Cladophora* hinzufügen (Němec 10 a). All diese Fälle haben das Gemeinsame, daß es sich überall um polyenergide Zellen handelt, daß mit anderen Worten Kernteilung und Zellteilung unabhängig voneinander verlaufen. Sollte dieses Zusammentreffen etwa nur zufällig sein?

Ein ausnahmsweise die Sonderung in Linin und Chromatin vorführendes Präparat diente als Grundlage für Fig. 28 (Taf. II), wo recht deutlich zwei Stränge von Linin in der gestreckten Spindel zu sehen sind. Von einer Einbuchtung in der Äquatorialzone, wie sie Griggs und Kusano angeben, ist jedoch hier nichts wahrzunehmen.

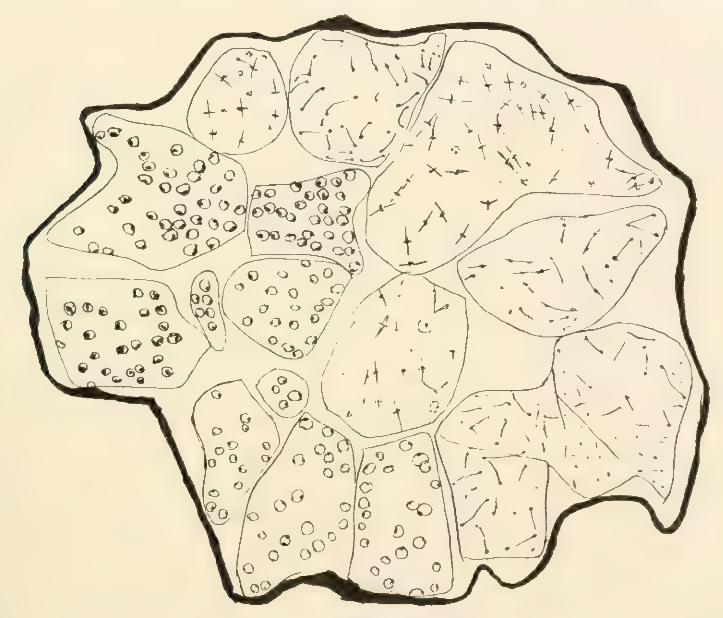
e) Telophasen. Karyodermatoblasten oder Polstrahlungen, wie sie Kusano und Griggs schildern, konnte ich trotz eifrigen Suchens nicht finden. Es scheint auch tatsächlich sehr unwahrscheinlich, daß bei *Synchytrium Taraxaci* weder Strahlenbildung noch Centrosomen vorkommen, trotzdem ich zugeben muß, daß vielleicht meine Fixierung zur Darstellung der betreffenden Elemente nicht geeignet war. Fig. 28 u. 29 (Taf. II), wo die Spindeln noch als dünne Fäden zurückgeblieben sind, zeigen, wie die Bildung der neuen Kernmembran von dem am Ende der Spindel angehäuften Chromatin aus vor sich geht, ohne daß sich im Plasma Strahlungen irgendwelcher Art bemerkbar machen. Sie könnten mir unmöglich entgangen sein, da ich außerordentlich viele in diesem Stadium sich befindende Schnitte untersucht habe. Man kann hingegen recht deutlich bemerken, wie sich schon in den späteren Anaphasen um die jungen Tochterkerne das Cytoplasma zurückzieht und wie so ein heller Hof entsteht. Das gesamte Chromatin wird zum Nucleolus der Tochterzelle, von dem sich dann allerdings, wie schon erwähnt, recht bald sekundäre Nucleolen abzuspalten beginnen.

Synchytrium Taraxaci unterscheidet sich außerdem noch durch das Verhalten der Reste der Kernspindel von den von Griggs und Kusano studierten Arten. Während diese Reste der Spindel in den erwähnten Fällen von der Chromosomenmasse angezogen in die Bildung der neuen Kerne aufgehen (s. Griggs 09c, Fig. 24 u. 25, Kusano 09, Fig. 49–52), persistieren sie bei *Synchytrium Taraxaci* noch eine Zeitlang im Cytoplasma, wo sie als gerade (Fig. 28, Taf. II) oder mehr oder weniger gekrümmte Stäbe (Fig. 29, Taf. II) noch ziemlich lange Zeit erhalten bleiben, bis sie schließlich der Auflösung anheimfallen. Ob dieses Verhalten mit dem Fehlen von Strahlungen und Karyodermatoblasten in irgend einen Zusammenhang zu bringen ist, werden künftige Untersuchungen, die sich auf andere Spezies der gerade in solchen feinsten Details so mannigfache und verschiedene Erscheinungen zeigenden Gattung *Synchytrium* zu erstrecken haben, noch lehren.

2. Der Zerklüftungsprozeß und die Kernteilungen in den Sporangien der zerklüfteten Sori.

a) Der Vorgang der Zerklüftung ist schon von Harper (99) richtig geschildert worden, der auch auf die Unterschiede, die sich in dieser Beziehung zwischen *Synchytrium decipiens* und *S. Taraxaci* zeigen, aufmerksam gemacht hat. Bei *Synchytrium decipiens* können

wir nämlich drei Perioden unterscheiden: 1. die Entstehung des mehrkernigen Zustands aus dem einkernigen, 2. die vom Rande her schreitende Zerklüftung, 3. innerhalb der zerklüfteten Partien die Abgrenzung der mehrkernigen sogenannten „Protosporen“. Bei *Synchytrium Taraxaci* fällt dieser letzte Schritt weg. Die durch den ersten Zerklüftungsprozeß hervorgegangenen Sporangien erzeugen in ihrem Innern direkt die Zoosporen. Bilden sich die trennenden Wände von außen her, wie Harper das beschrieb, oder entstehen sie selbständig im Cytoplasma ähnlich wie beim Endosperm höherer Pflanzen? Fig. 30 (Taf. II) scheint mir eher



Textfig. 1. *Synchytrium Taraxaci.* Älterer Sporangiensorus.

für die Harpersche Auffassung zu sprechen, doch lagen zu wenig günstige Stadien vor, um über diesen Punkt eine endgültige Entscheidung zu treffen. Griggs und Kusano geben für *Synchytrium decipiens*, das ja auch schon Harper vorlag, die beiden Möglichkeiten an.

b) Kernteilungen. Finden im ungeteilten Sorus die Kernteilungen isochron statt, so ist das, sobald einmal die Zerklüftung und das darauffolgende Auseinanderrücken der Sporangien begonnen hat, nicht mehr der Fall. Da treten uns denn Bilder entgegen, wie sie Textfig. 1 darstellt. Jedes Sporangium ist im Rhythmus

seiner Kernteilungen selbständig geworden. So kommt es, daß wir im selben Sorus da Prophasen, dort Metaphasen, hier Anaphasen, nebenan Telophasen oder ruhenden Kernen begegnen. Dieser Umstand ermöglicht uns alle Teilungsschritte zu studieren, was eine große Erleichterung der Arbeit bedeutet. Doch auch theoretisch ist dieses selbständige Fortschreiten der Kernteilungen in den einzelnen Sporangien von bedeutendem Interesse. Hat doch erst vor kurzem Němec (10a) gezeigt, daß sich in den mehrkernigen Zellen von *Cladophora* die Kerne durchaus ungleichzeitig teilen, während z. B. bei Plasmodiophoraceen diese Teilungen gleichzeitig vor sich gehen (Maire und Tison 09). Nehmen wir an, daß vom Cytoplasma ausgehende Reize Kernteilungen auslösen und daß diese Reize wohl in erster Linie durch den Einfluß der Umgebung bedingt werden, so muß uns das verschiedene Verhalten freilebender oder parasitischer polyenergider Organismen einleuchten. Anders wirkt dann die Umgebung auf die tiefer gelegenen Sporangien eines Sorus, anders auf die der Außenwelt genäherten. Das äußert sich auch in den gleichzeitigen Kernteilungen der innerhalb einer Membran sich befindenden Kerne, der so kleinen Sporangien von *Synchytrium*, während, um ein Beispiel von höheren Pflanzen zu wählen, man im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes von *Fritillaria imperialis* (Strasburger 07) von einem Ende zum anderen schreitend, den verschiedenen Stadien der Karyokinese begegnen kann. Für die eben gegebene Auffassung spricht auch die scheinbar etwas abweichende Fig. 37 (Taf. II), wo von außen nach innen schreitend, späte Prophasen, Metaphasen, frühe Anaphasen beobachtet werden können. Daß diese Individualisierung der Sporangien erst vor sich geht, wenn die Trennung vollständig vollzogen ist, soll das in der Textfig. 1 rechts unten gelegene Sporangium zeigen, wo die Membran eben angelegt wurde, ohne daß die Tochtersporangien schon auseinander gerückt wären. Die Kerne finden sich in der Anaphase auf der einen und auf der anderen Seite der jungen Membran.

Wodurch unterscheidet sich nun der Kernteilungsmodus in den Sporangien der zerklüfteten Sori von dem Verhalten der sich teilenden Kerne im unzerklüfteten Sorus? Der wesentliche Punkt ist das Schicksal des Nucleolus, der hier bei der Bildung der Chromosomen (und auch der Spindelfasern?) vollständig verbraucht wird. Nie ist es mir gelungen, in den zahlreichen untersuchten karyokinetischen Figuren noch in irgend einer Phase jene vakuoli-

sierten außerhalb der Kernmembran liegenden Reste nachzuweisen, die uns doch in den unzerteilten Sporangien in so charakteristischer Form entgegengetreten sind. Die Zusammensetzung des Nucleolus, der außer der in den Chromosomen sich abscheidenden Erbsubstanz und dem Kinoplasma noch zur Ernährung dienende Stoffe in sich speichert, läßt uns dies ganze Verhalten erklärlich finden. Aus einer Periode, in der das Ansammeln von Nähr- und Reservestoffen die wichtigste Lebenserscheinung ist, tritt das *Synchytrium* in eine andere Periode, in der die Bildung von zur Verbreitung der Art dienenden Schwärmsporen in den Vordergrund rückt. Es ist ja immerhin noch die Möglichkeit vorhanden, daß überflüssige Stoffe des Nucleolus in gelöster Form durch die Kernmembran ins Cytoplasma diffundieren, aber daß es sich dabei nicht mehr um dominierende Stoffwechselerscheinungen handeln kann, geht doch schon aus der im Vergleich zu den früheren Kernen relativ recht geringen Größe des Nucleolus hervor.

Die Fig. 31—42 (Taf. II) sollen das Gesagte erläutern. Gute Prophasen zu finden ist hier nicht so leicht, wie in früheren Stadien. Eine Vermehrung der Nucleolen leitet auch hier den ganzen Vorgang ein (Fig. 31—34 Taf. II). Dann tritt uns ein Stadium entgegen, das etwas rätselhaft aussieht. Die Nucleolen scheinen merkwürdig unregelmäßige Auswüchse zu treiben. Ich gebe gerne zu, daß mir hier die Färbung nicht besonders gelungen ist, aber ein Vergleich meiner Fig. 33 (Taf. II) mit den von Kusano (09) gegebenen Fig. 73 und 74 wird uns auf den richtigen Weg führen und zeigen, daß es sich hier um eine direkte Umformung des Nucleolus in die Chromosomen und Spindelfasern handelt. Die darauffolgende Fig. 35 (Taf. II) zeigt uns diesen Übergang schon vollzogen. Ähnliche Bilder, wie meine Fig. 33 und 34 (Taf. II) lagen offenbar auch Löwenthal in seiner Fig. 8 vor, wo er „solide und bläschenförmige Kerne“ abbildet. Die scheinbar so unregelmäßigen Teilungen fügen sich recht gut in unser Schema, wenn wir wissen, daß das, was Löwenthal als „Kern“ bezeichnet, eben nichts anderes ist, als ein Nucleolus, und daß es offenbar ihm mit seinen Färbungsmethoden nicht gelungen ist, die eigentliche Kernmembran in seinen Fig 8 a, b, c nachzuweisen, während diese Membran durch einen glücklichen Zufall in Fig. 8 d deutlich wurde. Noch sei erwähnt, daß sich bei dem Kusanoschen *Synchytrium Puerariae* der Nucleolus auch in den allerletzten Teilungen noch gleich verhält wie in den früheren, während Griggs bei *Synchytrium decipiens* keinerlei

Gesetzmäßigkeiten fand. Bald lagen in einer Cyste neben allen Spindeln Nucleoli, bald waren sie in der Metaphase schon überall verschwunden. Solch feine und gewiß für das Leben der Pflanze nicht gleichgültigen Unterschiede zeigen uns, daß sich pilzcytologische Arbeiten auf einzelne Arten zu erstrecken haben und daß man nicht aus dem Verhalten einer Art auf die Gattung schließen darf. Das haben ja auch z. B. die Publikationen, die sich mit der Cytologie von *Albugo* beschäftigten, gezeigt, wo sich unter einer äußerlich so ähnlichen Form so seltsam verschiedene Lebensvorgänge bergen (s. die Zusammenfassung bei Lotsy).

Außer den am Nucleolus während der Prophase sich abspielenden Vorgängen bieten die späteren Mitosen nichts Neues. Sie fügen sich im großen Ganzen den Schilderungen, die ich schon von den Kernteilungsvorgängen in unzerklüfteten Soris gegeben habe, ein. Auch hier gelingt es, 4 als Chromosomenzahl mit großer Sicherheit festzustellen, seitlich getroffene Spindeln zeigen naturgemäß manchmal zwei, manchmal drei, manchmal vier, aber diese Zahl wird nirgends überschritten und Ansichten von Kernplatten bestärken unsere Auffasung (Fig. 36 a, b; 37 Taf. II). Fig. 38 und 39 (Taf. II) zeigen Anaphasen in einem Stadium, das zur Ergänzung des oben bei den jüngeren Kernen Auseinandergesetzten dienen kann. Endlich soll Fig. 40 (Taf. II) das recht kraus anmutende Bild sehr gestreckter Anaphasen darstellen, während sich in Fig. 42 (Taf. II) die Tochterkerne schon gebildet haben.

Über die feineren Vorgänge, die sich bei der Bildung der Zoosporen abspielen, die Anlage der Membran, die Bildung der Geißel konnte ich noch weniger wie Kusano klug werden. *Synchytrium Taraxaci* ist auch wohl für diesen Punkt ein besonders ungünstiges Objekt, denn erstens lassen sich gerade diese Stadien nur selten befriedigend färben und dann liegen die Sporen so dicht gelagert, wie es keine Zeichnung auch nur einigermaßen zutreffend wiedergeben kann. Fig. 43 (Taf. II) entspricht dem, was Löwenthal als Fig. 7 reproduziert. Bei ihm finden sich wohl auch die besten Bilder von Zoosporen (Fig. 9, 10), auf die hier verwiesen sei. Kusano (09) bildet in seiner Fig. 79 ein Sporangium ab, wo die Umgrenzung der einzelnen Zoosporen mit einer Membran deutlich zu erkennen ist. Das betreffende Präparat war mit Fuchsin-Jodgrün gefärbt. Trotzdem ich das gleiche Färbeverfahren mehrmals bei den richtigen Stadien anwandte, so kam ich doch nie auch nur zu einigermaßen befriedigenden Bildern. Die Hauptschuld liegt, wie

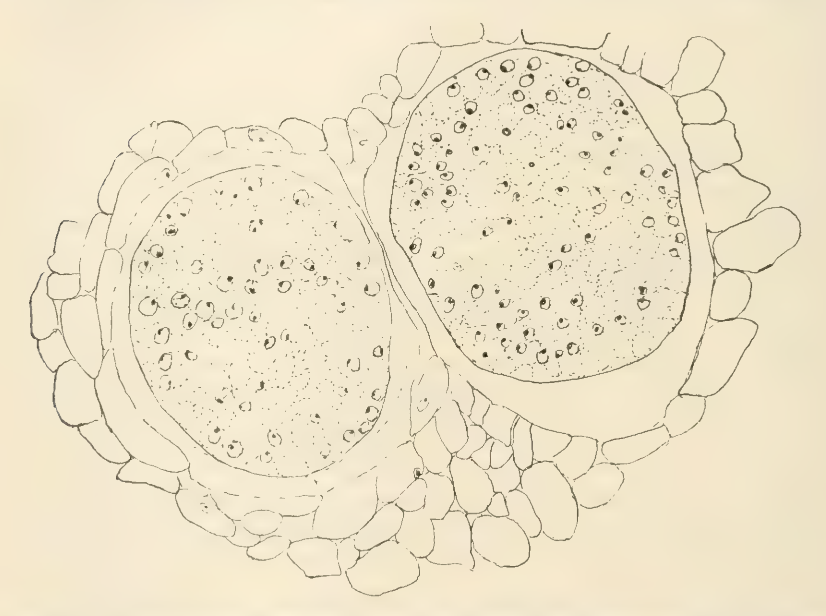
erwähnt, an der Lagerung der Zoosporen, die bei meiner Art viel dichter ist als bei *Synchytrium Puerariae.* Nach dem oben über das Schicksal der Nucleolen Gesagten genügt wohl noch zum Schluß ein Hinweis auf die äußerst geringe Menge chromatischer Substanz, die die Schwärmsporen mit sich führen.

b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze.

Kusano (07 a, 08) konnte für *Synchytrium Puerariae* nachweisen, daß Stoffe, die von unter der Epidermis liegenden farblosen Zellen ausgeschieden werden, auf die Schwärmsporen chemotaktische Reize ausüben. Die Eintrittsstellen der Schwärmer sind die Spaltöffnungen, von der Atemhöhle aus können sie dann, soweit sich intercellulare Räume befinden, weiterwandern, bis sie auf die anzugreifenden Zellen stoßen, die sich stets durch Mangel von Chlorophyll auszeichnen. Einmal eingedrungen, veranlassen die *Synchytrium*-Sporen ein gesteigertes Wachstum der Wirtszellen, die sich nun hauptsächlich in der Richtung zur Spaltöffnung hin ausdehnen können, ein Vorgang, der schließlich ein Auseinanderrücken der Schließzellen zur Folge hat. So können dann zuletzt Zustände entstehen, die den Anschein erwecken, als ob ursprünglich eine Epidermiszelle befallen worden wäre. Daß dem jedoch nicht so ist, hat Kusano durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen nachgewiesen. Er vermutet, daß auch andere *Synchytrium*-Arten den beschriebenen Krankheitsverlauf hervorrufen und ich glaube, daß seine Angaben auch für *Synchytrium Taraxaci* zutreffen. Es fehlt mir für diese Behauptung allerdings das nötige Beweismaterial, da mir, wie schon einmal erwähnt, ganz junge Stadien nicht vorlagen. Doch scheint mir meine Fig. 1 (Taf. I) eine solche Erklärung eher zuzulassen, wie die Deutung, die Lüdi für ähnliche Zustände von *Synchytrium Taraxaci* in etwas schematischer Weise gegeben hat. Auch die meisten der von Rytz gegebenen instruktiven Figuren (z. B. seine Textfigur 6) finden so eine ungezwungene Erklärung, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß auch einmal die Infektion von Epidermiszellen stattfinden kann.

Noch eine andere Beobachtung Kusanos kann ich bestätigen. Er fand, daß die Membranen, die infizierte Zellen umgeben, durch ein vom Pilz abgegebenes Enzym aufgelöst werden und daß so Symplasten entstehen, bei denen in späteren Stadien nur noch die große Zahl der Kerne für ihren lysigenen Ursprung spricht (Textfig. 2).

Mit den Veränderungen, die der Kern der Wirtspflanze unter dem Einfluß von *Synchytrium* erleidet, hat sich in letzter Zeit hauptsächlich H. von Guttenberg (09) beschäftigt. Bei den von ihm untersuchten Wirtskernen fielen außer einer gegenüber normalen Kernen erstaunlichen Größe Einbuchtungen und Kanäle auf, die sich oft tief ins Innere des Kernes erstreckten. Ferner erschien der Kern dem Parasiten immer sehr eng angeschmiegt. Meine Beobachtungen sind, da ich nicht viele junge Stadien vor mir hatte, nicht so vollständig, wie die von H. von Guttenberg gegebenen. In älteren Stadien ist nämlich meist vom Kern der Wirtszelle



Textfig. 2. *Synchytrium Taraxaci.* Zwei junge Kerne, die benachbarte Zellen befallen haben. Von den umliegenden Zellen befinden sich einige in Auflösung.

nichts mehr zu sehen. Es zeigen sich nur manchmal in den benachbarten Zellen die Kerne etwas vergrößert. Immerhin sei, besonders weil sich die noch zu besprechenden Fälle ganz anders verhalten, auf Fig. 2 (Taf. I) aufmerksam gemacht. Sie stellt den Kern der in Fig. 1 A und B wiedergegebenen Wirtszelle bei stärkerer Vergrößerung dar. Auch hier fallen die stattliche Größe und die sich in das Innere erstreckenden Einbuchtungen auf, die allerdings sich nicht wie in den von H. von Guttenberg studierten Kernen in verzweigte Kanäle gabeln. Das Kerngerüst ist bedeutend weitmaschiger als wie in gesunden Kernen. Der Nucleolus ist stattlicher, das Chro-

matin scheint hingegen zum Teil geschwunden zu sein. Kusano glaubt, daß bei der infizierten *Pueraria* die Kerne keine Zu- oder Abnahme von Chromatin und Linin aufweisen. Auch Lappungen oder Kanäle konnte er nicht beobachten. Von Guttenberg vermutet, daß den von ihm gesehenen Kanälen eine gewisse Bedeutung für die Leitung der dem Kern vom Parasiten geraubten Stoffe zukomme. Diese Deutung scheint mir um so wahrscheinlicher, als ich auch ganz ähnliche Verhältnisse bei den Kernen von *Brassica*-Zellen beobachten konnte, die von *Plasmodiophora Brassicae* Wor. befallen waren. Ich fand in solchen Präparaten recht instruktive Bilder, die zeigen, wie überall da, wo ein Parasit dem Kern genähert ist, einfache Kanäle bis zum Nucleolus hineinragen. Nawaschin, sowie die anderen Autoren, die sich seither mit der Cytologie von *Plasmodiophora* beschäftigt haben (Prowazek, Favorsky), berichten nichts von diesen Kanälen. Es scheint mir das um so bemerkenswerter, als sich ja der stark hypertrophierte Kern nach den Angaben von Nawaschin noch weiterhin mitotisch zu teilen vermag. Ob das auch bei solchen von Einbuchtungen durchfurchten Kernen der Fall ist, wäre noch zu prüfen, ausgeschlossen scheint mir ein solches Verhalten, nach dem, was wir über die Kerne von mykorrhizahaltigen Geweben (W. Magnus, Shibata) wissen, nicht. Doch über all dies soll des näheren noch bei dem folgenden Fall, den ich bespreche, die Rede sein, über meine Befunde bei *Plasmodiophora* werde ich vielleicht später noch eingehender berichten.

II. *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb.

a) Entwicklung des Pilzes.

Die durch diesen Pilz hervorgerufene Kartoffelkrankheit trat wohl zuerst in Ungarn auf. Die erste Beschreibung aus dem Jahre 1896, die sich auf aus Oberungarn stammendes Material stützt, rührt von Schilbersky her. In England soll sich nach unsicheren Angaben die Krankheit schon 1893 eingestellt haben, die englischen Funde sind von Massee, Potter, Borthwick, Johnson (zitiert nach Johnson) und Percival bearbeitet worden. Seit einigen Jahren sind nun auch Fälle aus Deutschland und zwar hauptsächlich aus Schlesien, Westfalen und der Rheinprovinz bekannt und auch in Nordamerika soll die Krankheit aufgetreten sein. Auf

eine eingehende Besprechung der in zahlreichen landwirtschaftlichen Zeitschriften zerstreuten Literatur kann ich füglich verzichten. Handelt es sich doch meistens nur um Berichte über das Vorkommen, über Infektionsversuche und Bekämpfungsmittel. Ich verweise deswegen auf das Sammelreferat von Stift. Was wir an anatomischen und cytologischen Tatsachen wissen, findet sich am besten zusammengestellt in den Publikationen von Johnson und Percival. Für Abbildungen von erkrankten Knollen, Stengeln und Wurzeln sei auf die Arbeiten von Schneider, Jösting, Percival und auf den zweiten Band des Sorauerschen Handbuchs für Pflanzenkrankheiten verwiesen.

Mein Material erhielt ich aus der Gegend von Düsseldorf. Herrn Winterschuldirektor Jösting in Vohwinkel, der mich zu verschiedenen Malen damit versorgt hat, sei auch an dieser Stelle für seine Liebenswürdigkeit mein bester Dank ausgesprochen.

Als Fixierungsmittel dienten Alkoholeisessig und das Flemingsche Gemisch, die besseren Erfolge wurden mit dem letzteren erzielt. Um ein möglichst rasches Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten zu erreichen, wurden recht kleine Stücke der erkrankten Gewebe vor der Fixierung mit Nadeln und Skalpellen angestochen. Gefärbt wurde nach dem Flemingschen Dreifarbenverfahren, mit Hämatoxylin-Eisenalaun und nach dem Pianeseschen Verfahren.

Es fanden sich unter den zugesandten Pflanzen sowohl erkrankte Knollen, Stolonen und Wurzeln als auch oberirdische Pflanzenteile. Ein Teil wurde zu Kulturversuchen verwendet. Infektionen von unbefallenen Kartoffelknollen wollten mir nicht gelingen. Schneider und die Engländer hatten bessere Erfolge aufzuweisen. Vielleicht hatte ich meine Kulturen etwas zu trocken gehalten. Hingegen konnte ich mehrmals beobachten, wie an infizierten Knollen, die ich über den Winter in Erde oder Sand hatte liegen lassen, die Auswüchse zusammenschrumpften, wie jedoch mit dem Erwachen des Lebens im Frühling sich auch wieder neue Geschwülste einstellten, die durchaus nicht an den gleichen Stellen lagen wie die eingetrockneten alten. Und auch hier konnte ich die Beobachtung von Johnson bestätigen, der fand, daß hauptsächlich von den Augen aus die Infektion vor sich geht.

Auf Schnitten lassen sich schon leicht mit einer Lupe braungefärbte Partien, die oft weit in das Innere der Geschwulst reichen, erkennen. Eine mikroskopische Prüfung überzeugt uns, daß in den Zellen des Wirtes dickwandige, sogenannte Dauersporen liegen.

Weit seltener finden sich in Material, das im Sommer geerntet wurde, dünnwandige, zwei- bis viermal zerklüftete Parasiten, die Sporangiensori, während die jungen Zustände erst in gefärbten Schnitten mit der gewünschten Deutlichkeit zutage treten.

Es ist nun gelungen, sowohl die Sori, als auch die Dauersporen, die eigentlich Dauersporangien heißen sollten, zur Keimung zu bringen. Beide Sporangienformen entlassen eine große Menge mit ein bis zwei Fetttropfen versehener, einciliger Schwärmer, die nach Percival und Johnson sich lebhaft tummeln und nachdem sie einige Zeit zur Ruhe gekommen sind, amöboide Bewegungen ausführen sollen. Es ist mir, trotzdem ich oft zur Ruhe gekommene Schwärmer längere Zeit beobachtet habe, nie gelungen, etwas von diesen amöboiden Bewegungen wahrzunehmen. Ferner berichtet Johnson, daß sich die Schwärmer wie „Mäuse“ bewegen sollen, indem sie ihre Geißel nachziehen. Auch bei den stärksten Vergrößerungen ist es außerordentlich schwer, die Geißel richtig in der Bewegung zu beobachten, aber soviel ich sehen konnte, handelt es sich meist um ein Schlagen der Cilie um den Körper herum und ein nachheriges Zurückziehen in die gestreckte Lage, was eine kreiselförmige Drehung zur Folge hat. Die Bewegungen sind zuerst ziemlich lebhaft, aber bald werden sie träge und schon nach kurzer Zeit gelangen sie gänzlich zur Ruhe. Diese Tatsache und einige Vorversuche ließen mir bald diese Zoosporen zu chemotaktischen Untersuchungen, die ja gerade hier von großem Interesse wären, als gänzlich ungeeignet erscheinen. Auch das Aufspringen der Dauersporen konnte ich nicht sehen, wogegen es Johnson einmal gelungen ist, das Entleeren dieses Gebildes in einem aus Kartoffelbrühe hergestellten hängenden Tropfen zu beobachten. Ich fand immer nur ähnlich wie Percival entleerte Sporangien und dann auch Schwärmer, die sich neben dem Schnitt bewegten und von denen ich jedoch nicht sicher sagen konnte, ob sie einem Dauersporangium oder einem Sorus entstammen.

Welche Vorgänge sich abspielen, bis sich die Schwärmer zu den jüngsten unterscheidbaren parasitischen Zuständen entwickelt haben, das vermag ich so wenig wie Percival zu sagen. Auch bei *Synchytrium* sind die Umwandlungen, die sich in dieser Zeit vollziehen, noch recht wenig bekannt. Das Gesagte gilt vor allem für den Kern, der in den jüngsten parasitischen Stadien immer klar zu sehen ist. Ein großer Nucleolus, umgeben von einer mehr oder weniger mächtigen Kernhöhle, und auch eine Kernmembran,

die nach Percival in diesen Stadien noch nicht vorhanden sein sollen, konnte ich stets deutlich wahrnehmen. Anders verhält sich die Schwärmspore, bei der an chromatischer Substanz nur ganz kleine, nur mit den stärksten Vergrößerungen sichtbare Körnchen zu sehen sind, von einem ausgesprochenen Kern kann dort wirklich nicht die Rede sein (Fig. 59, Taf. IV). Aber auch das Ding, das Kusano (09) in seiner Fig. 80 als Kern einer Schwärmspore von *Synchytrium* anspricht, eine Vakuole, mit zwei winzigen Körnchen Chromatin, hat mit dem Kern der jüngsten parasitischen Stadien nur eine kleine Ähnlichkeit. Diese großen Unterschiede in der Beschaffenheit der Kerne der Schwärmsporen und der jüngsten Parasiten können verschieden gedeutet werden. Einmal können wir annehmen, daß die intensive Nahrungsaufnahme, die der Parasit gleich nach dem Eindringen in die Wirtszelle beginnt, eine starke Ablagerung von Stoffen, die sich hauptsächlich im Nucleolus abspielt, zur Folge hat. Aber auch eine andere Möglichkeit ist denkbar. Die Fälle, wo mehr als ein Parasit sich in der Wirtszelle befindet, traten mir, der ich wohl mehr ganz junge Stadien vor mir hatte als wie Percival, recht häufig entgegen. Fig. 44 (Taf. III) zeigt z. B., wie nicht weniger als sieben Sporen den Kern der Wirtszelle umlagern. Sollte es da nicht möglich sein, daß in noch jüngeren Zuständen, die sich mit unseren jetzigen optischen Mitteln wohl überhaupt kaum erkennen lassen, eine Verschmelzung von zwei oder mehreren Sporen stattgefunden hat? Ich muß allerdings sagen, daß es mir nie gelungen ist, eine solche Kopulation wahrzunehmen. Theoretische Erwägungen, deren Begründung im weiteren gegeben werden soll, veranlassen mich jedoch, einen solchen Prozeß als wahrscheinlich hinzustellen. Fig. 44 ist auch sonst von Interesse. Die Zelle entstammt einem kleinen, ganz frisch infizierten Tumor, in dem beinahe alle Zellen in gleicher Intensität befallen sind. Außerhalb der gleich ins Auge springenden Kerne der Sporen liegt dichteres Cytoplasma, das ohne scharfe Abgrenzung in das lockere Plasma der Wirtszelle übergeht. Von einer Membran ist nichts zu sehen. Wahrscheinlich haben diese Sporen zu ihren Lebzeiten amöboide Bewegungen ausgeführt. Dafür spricht auch Fig. 46 (Taf. III), die aus einer ähnlichen Zelle etwas ältere Zustände darstellt.

In einem etwas älteren Stadium (Fig. 45—47, Taf. II) hat das Cytoplasma den charakteristischen wabigen Bau angenommen. Im allgemeinen zeigen die Sporen eine deutliche Membran und eine runde oder ellipsoidische Gestalt.

Gleichzeitig mit der nun folgenden Größenzunahme beginnen die Vorgänge, die schließlich zur Bildung der Zoosporen führen. Dieser ganze Prozeß ist auch von Percival besonders in seinen Abbildungen recht deutlich geschildert worden und es war für mich recht befriedigend, als ich in seiner Arbeit eine Bestätigung meiner Resultate fand. Handelt es sich doch dabei um eine Art der Sporenbildung, wie sie mir aus dem ganzen Pflanzenreich von nirgends her bekannt ist. Es wird vielleicht zweckmäßig sein, wenn wir, bevor wir die einzelnen Schritte der Entwicklung durchlaufen, einen kurzen Blick auf das endgültig erreichte Stadium werfen. Fig. 55 (Taf. IV) soll zur Erläuterung dienen. Die äußere Membran ist abgesprengt. Innerhalb einer dünnen inneren Membran finden sich durch Plasmastränge verbunden die Zoosporen. Von einem Kern ist nichts mehr zu sehen. So liegen in den meisten Dauersporangien die Verhältnisse. Und doch kann man hin und wieder welche treffen, die noch Reste des alten Kerns aufweisen. Seine Membran ist geschrumpft oder zerbröckelt, der Nucleolus ist chromatinarm und oft auch vakuolisiert, einzelne Lininfäden und zusammengeballte Chromatinmassen sind hie und da noch erhalten, der ganze Kern erscheint im Vergleich mit den Kernen jüngerer Sporen bedeutend verkleinert (Fig. 56 u. 57, Taf. IV, zum Vergleich Fig. 53, Taf. III). Das sind die von mir in Hunderten von Schnitten immer wieder aufgefundenen Tatsachen, die durch die ebenfalls zahlreichen Beobachtungen Percivals bestätigt sind. Nie wurde eine Mitose dieses primären Kerns gefunden, nie auch nur vorbereitende Schritte, die zu einer karyokinetischen Teilung hätten führen können. Sehen wir nun, wie dieser Zustand erreicht wird, welche Beteiligung dabei dem Cytoplasma, welche den Kernbestandteilen zukommt.

Schon ganz junge Sporen fallen in den mit Flemingschem Gemisch fixierten Schnitten durch intensiv von der Osmiumsäure geschwärzte Partien auf, die sich erst nach längerer Behandlung mit H_2O_2 + Alkohol entfernen lassen. Fig. 49 u. 50 (Taf. III) entstammen Präparaten, die nicht gebleicht wurden. Sie zeigen diese schwarzen Partien deutlich. Es sind das Tropfen eines Fettes oder Öles, die sich zunächst beim weiteren Wachstum der Sporen stark vermehren. Das ausgewachsene Sporangium weist davon auf den ersten Blick nichts mehr auf, aber ein näheres Zusehen belehrt uns, daß sich auch in den Zoosporen kleine, mit Osmiumsäure gefärbte Partikelchen vorfinden (Fig. 60, Taf. IV). Es muß also

offenbar eine Verteilung des nicht anderswie aufgebrauchten Reservestoffes auf die jungen Sporen stattgefunden haben. Das wabige Cytoplasma wird mit dem Wachstum der Sporen immer weitmaschiger, schließlich bleiben nur einzelne Verbindungsstränge zwischen den Zoosporen übrig.

Die Membran, die zuerst als einfach konturiert erscheint, wird mit dem Heranwachsen immer dicker, hat der Parasit einmal die ganze Wirtszelle erfüllt, so nimmt sie eine braune Farbe an und es läßt sich dann besonders an entleerten oder aufgesprungenen Sporangien eine äußere derbe und eine innere dünne Hülle unterscheiden. Die äußere Hülle weist Streifen und Leisten auf, die besonders an herauspräparierten Sporangien deutlich hervortreten (Fig. 58). Schon Johnson glaubt, daß es der Wirt ist, der diese äußere Hülle um die Sporangien gebildet hat, und ich kann einen weiteren Beweis für diese Anschauung bringen. Mit Phloroglucin und Salzsäure färben sich nämlich diese äußeren Hüllen deutlich rot, der ursprünglich braune Ton tritt in solchen Präparaten stark zurück. Um weiter zu prüfen, führte ich die Mäulesche Reaktion (s. Strasburger, „Großes Praktikum") aus. Es trat eine intensive Braunfärbung ein. Als Kontrolle konnten dabei immer einige Tracheiden dienen, die sich im selben Schnitt vorfanden und die die gleichen Farbenveränderungen aufwiesen. Diese äußeren Membranen sind also zweifellos verholzt und es spricht alle Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Zellwände der Wirtszelle vor allem die Umwandlung aus Cellulose in Lignin erfahren haben. Wir dürfen auch annehmen, daß es sich wohl zunächst um einen nützlichen Vorgang für den Wirt handelt, der so den lästigen Parasiten einkapselt. Später sind dann allerdings die Rollen vertauscht. Ist einmal die Knolle abgestorben und beginnt sich zu zersetzen, so werden wohl gerade die so geschützten Gebilde am besten ungünstigen Einflüssen aller Art widerstehen können. Daß Verholzung in verletzten Geweben verschiedener Art recht häufig vorkommt, darauf hat z. B. Devaux aufmerksam gemacht, dafür, daß sie unter dem Einfluß eines Parasiten sich in dieser Weise ereignen kann, ist mir kein anderes Beispiel bekannt.

Welches ist nun das Schicksal der Zellkerne während dieser Wachstumsprozesse? Im Kern der jungen Spore sahen wir außer dem Nucleolus keine Einschlüsse innerhalb der Kernmembran (Fig. 44—47, Taf. III). Bald zeigt sich jedoch ein mit Hämatoxylin-Eisenalaun äußerst schwach-bräunlich gefärbtes Gebilde, das nicht

immer deutlich zu erkennen ist, und auf dem einzelne Chromatinkörner aufgelagert sind (Fig. 48 u. 51, Taf. III). Percival bezeichnet dieses Gebilde als Kerngerüst und vergleicht es mit einemvon H. von Guttenberg (09) für die Dauersporen von *Synchytrium anomalum* angegebenen Körper. Eine merkwürdige Erscheinung ist dabei, daß sich in diesem Körper gar keine deutlichen Lininfäden unterscheiden lassen und daß auch von einer netzigen Struktur nichts wahrgenommen werden kann. Ich würde diese Tatsache einfach mit einer ungenügenden Differenzierung meiner Präparate erklären, wenn nicht auch in viel älteren Kernen, die alle Lininstrukturen deutlich aufweisen, solche schlecht färbbare gelappte Komplexe manchmal noch aufträten (Fig. 54, Taf. IV).

Die weitere Ausbildung des Liningerüsts folgt nun bald und es können oft recht verworrene Netze von Fäden bemerkt werden, auf denen sich mehr und mehr Chromatinkörner anzuhäufen beginnen (Fig. 51—53, Taf. III). Mit der Zunahme dieses Chromatins Hand in Hand geht eine immer schlechter werdende Färbbarkeit des Nucleolus und bald sehen wir auch die Vakuolen, die uns schon bei *Synchytrium Taraxaci* in so charakteristischer Weise entgegentraten. Einen direkten Austritt von Chromatin aus dem Nucleolus kann man allerdings nicht wahrnehmen. Im weiteren Verlauf sammeln sich die größeren Chromatinkörner in stattlichen Mengen an der Peripherie der Kerne an. Und schließlich läßt sich der Austritt des Chromatins aus dem Kern wahrnehmen. Das hat auch schon Percival beobachtet, aber seine Bilder sind gerade in diesem wichtigen Punkte nicht ganz überzeugend. Meine Fig. 54 (Taf. IV) kann hier wohl bessere Dienste leisten. Der betreffende Kern ist mit der stärksten mir zur Verfügung stehenden Vergrößerung gezeichnet. Wir sehen, wie sich um den Kern herum dichtes Cytoplasma angesammelt hat, in dem schon einige dunkel gefärbte Chromidien auffallen. Die Kernmembran zeigt an manchen Stellen Risse und Ausbuchtungen und oft genug läßt sich wahrnehmen, wie eine solche Ausbuchtung immer einem dahinter liegenden Chromidialkörper entspricht. Die Kernhöhle ist von zahllosen Lininfäden durchzogen, der Nucleolus stark vakuolisiert.

Die Angaben über das Austreten solcher Chromidien aus dem Kern mehren sich auch für höhere Pflanzen von Tag zu Tag. Wie Němec (10b) letzthin richtig bemerkte, kann natürlich von einem Austritt nur dann mit Gewißheit gesprochen werden, wenn es ge-

lingt, in vivo den Übertritt in das Cytoplasma zu verfolgen oder aber, wenn uns zuverlässige mikrochemische Reaktionen über die stoffliche Zusammensetzung der austretenden Substanzen Gewißheit verschaffen können. Mein Untersuchungsobjekt erwies sich infolge einer ganzen Menge von Umständen für derartige Forschungen als ganz ungeeignet, und ich muß mich damit begnügen, zu konstatieren, daß sich die genannten Gebilde, die ich bis auf weiteres als Chromidien bezeichnen will, mit Hämatoxylin-Eisenalaun deutlich schwarz, mit Safranin-Gentianaviolett rot färben.

Was ist nun die Bedeutung dieses von Percival und mir oft beobachteten Vorgangs? Wir haben oben gesehen, daß in dem mit Zoosporen angefüllten Sporangium kein Kern oder nur noch ein verschrumpfter Rest eines solchen zu finden ist, daß aber auch die Zoosporen nur winzige Chromatinpartikelchen und keine deutlich hervortretenden Kerne besitzen. Ich glaube nun, daß das wenige Chromatin, das hier die Rolle der Erbsubstanz spielt, sich aus dem Chromatin des Kerns ableitet und daß die austretenden Chromidien dabei als Überträger funktionieren. Gerne gebe ich zu, daß diese Auffassung nicht strikte und lückenlos bewiesen ist. Aber es fehlt doch nicht an bei niederen Organismen beobachteten Vorgängen, die sich den hier geschilderten anreihen ließen. Von der Mitochondrien- und Chromidien-Literatur über höhere Pflanzen und Tiere will ich dabei absehen, da ich vermute, daß es sich dort um in ihrer Bedeutung von dem unsrigen verschiedene Prozesse handelt. Erinnert sei hingegen an das, was oben über amitotische Vorgänge von *Synchytrium Taraxaci* gesagt wurde, besonders an die Griggssche „nuclear gemmation", die dem eben geschilderten Prozeß wohl homolog ist. Aber bei *Synchytrium* sind das alles eben nur gelegentlich auftretende Fälle, während es sich hier um einen normalen und wichtigen Lebensvorgang handelt. Noch mehr Anklänge an das eben Geschilderte finden wir jedoch bei Protozoen. Es sei einmal an die Mikrogametenbildung bei *Coccidium Schubergi*, wie sie Schaudinn geschildert hat (zitiert nach Doflein) erinnert. Und dann ganz besonders an die Vorgänge, die zur Schwärmerbildung bei der tripyleen Radiolarie Aulacantha scolymantha führen. Aus der Darstellung, die uns Borgert (09) davon gegeben hat, geht deutlich hervor, daß auch dort ein zentral gelegener, mächtiger Kern unter Abgabe von Chromidien an das Cytoplasma einschrumpft und schließlich nicht mehr zu sehen ist. Hartmann (11) hat den Vorschlag gemacht, derartige Kerne als polyenergid zu bezeichnen,

eine Bezeichnung, die ich auch für den Kern von *Chrysophlyctis endobiotica* hier einführen will, wenn er auch in seiner Struktur sonst wichtige Abweichungen von Protozoenkernen aufweist. Das wesentliche dabei scheint mir aber der Zerfall in Monocaryen zu sein.

Werfen wir noch einen Blick auf die fertig gebildete Zoospore. Fig. 59 (Taf. IV) entstammt einem Sporangium aus einem gefärbten Präparat. Die Geißeln waren auf den ersten Blick nicht gleich zu erkennen und konnten erst nach einigen Drehungen der Mikrometerschraube in ihrem Verlauf verfolgt werden. Im Inneren bemerken wir nebst einem körnigen Inhalt einige hell leuchtende Höfe und ein oder zwei schwarze Chromatinpünktchen. Fig. 60 (Taf. IV) stellt Sporen aus einem mit Flemingschem Gemisch fixierten ungebleichten Präparat dar. Deutlich fallen schwarze Fettpartikelchen auf, die wohl am Rande der in Fig. 61 sichtbaren Vakuolen sitzen. Ob diese Fetttröpfchen in engem Zusammenhang mit dem Chromatin stehen und vielleicht mit ihm zusammen in einem Kern eingeschlossen sind, das läßt sich aus meinen Figuren nicht ersehen. Es müßte denn schon eine Methode ausfindig gemacht werden, die erlaubte, durch Färbung Fett und Chromatin deutlich gesondert hervortreten zu lassen. Die Möglichkeit, daß der Nucleolus oder sonstige Bestandteile des Kerns Fett als Reservestoff enthielten, ist ja nicht ausgeschlossen. Zopf hatte diese Anschauung von den Kernen der Schwärmsporen verschiedener Chytridineen und Maire (04) ist es gelungen, in den Kernen von *Coleosporium Campanulae* und *Elaphomyces variegatus* Fett nachzuweisen.

Waren Dauersporen zu allen Jahreszeiten in allen Präparaten häufig in großer Menge zu sehen, so gehörten die Sporangiensori auch bei Material, das im frühen Sommer fixiert wurde, zu den Seltenheiten. Die fertig ausgebildeten Sori gleichen durchaus denen von *Synchytrium* und sie sind es wohl hauptsächlich gewesen, die Percival veranlaßt haben, die Gattung *Chrysophlyctis* zu *Synchytrium* zu ziehen. Fig. 65 (Taf. IV) zeigt einen solchen Sorus mit zwei Sporangien, ihre Zahl kann bis zu fünf betragen. Auch hier wird die äußere Hülle, die bloß wesentlich dünner ist als wie bei den Dauersporen, vom Wirt gebildet, auch hier zeigt sich eine leichte Verholzung. Percival konnte in diesen Sori auch Kernteilungen nachweisen, die große Ähnlichkeit mit den bei *Synchytrium* beobachteten Mitosen haben, so weit man das nach der einzig abgebildeten Metaphase beurteilen kann. Die Spindel ist intranucleär, über das Schicksal des Nucleolus finden sich keine Angaben. So-

lange ich nun auch gesucht habe, so war ich doch nie imstande, diese Kernteilungen selbst zu sehen, trotzdem ich zu recht verschiedenen Tageszeiten fixiertes Material durchmusterte. Hingegen konnte ich einige Schritte fixieren, die zur Ausbildung von Sporangiensori führen. Es sind das die selten angetroffenen, mit mehreren verschieden großen Kernen versehenen Zellen, die ich so deute. Fig. 61 (Taf. IV) zeigt in dem getroffenen Schnitt drei große (im ganzen waren es fünf) und mehrere kleine Kerne. Die Makronuclei, die Fig. 62 A u. B (Taf. IV) bei stärkerer Vergrößerung darstellt, sind durch den Mangel eines Nucleolus ausgezeichnet. Ferner fallen in ihnen die recht zahlreichen verschlungenen Lininfäden auf. Das ganze Bild erinnert etwa an eine Prophase. Neben den großen Kernen liegen dann oft paarweise genähert die Mikronuclei. Durchaus entsprechende Bilder hat Percival in seinen Figuren 32 u. 33 gegeben. Daß die Großkerne auch ein etwas anderes Aussehen haben können, soll Fig. 63 (Taf. IV) beweisen, wo in den Kernen große Nucleolen und an ihrem Rande Chromidien wahrgenommen werden können. Zum Vergleich sei noch einmal an meine Wahrnehmungen über verschieden große Kerne bei *Synchytrium Taraxaci* erinnert. Zur Ausbildung der Sporen leitet dann Fig. 64 (Taf. IV) mit ihren zahlreichen, im ganzen gleich großen Kernen über, während Fig. 65 (Taf. IV) den fertig ausgebildeten Sorus zeigt.

Percival glaubt, die verschiedenen Wege, die zur Ausbildung von Dauersporen und von Sori führen, bis zur einkernigen Spore zurückverfolgen zu können. Er sagt, daß der Kern der Dauerspore außer dem Nucleolus nur den als Kerngerüst bezeichneten Körper aufweise, während im Kern der Sporen, die zur Bildung der Sommersporangien und der Sori führen, Chromatin und Linin und die so charakteristische Chromidienbildung auftreten sollen, er schreibt auch den Sommersporen ein dichteres Plasma zu. Ich konnte die genannten Unterschiede im Bau der Kerne nicht beobachten. Chromatin, Linin und Chromidien und ein vacuoliger Nucleolus finden sich auch in Kernen von Zellen, die wegen des Vorhandenseins von Zoosporen und auch wegen ihrer dicken Membran unzweifelhaft als Dauersporen zu bezeichen sind (Fig. 53, Tafel III).

Weiter schreibt Percival: „No primary nucleus was found to undergo recognizable mitotic division, but undoubted mitosis occurs in the minute secondary nuclei. In this respect my observations upon this organism agree with those of Dangeard and Rosen who

noted the gradual evolution of typical mitosis in the later divisions of the nuclei of *Synchytrium taraxaci*", und weiter unten: „My observations upon the structure and division of the primary nucleus and the formation of the secondary nuclei are in close agreement with the researches of Dangeard, Rosen, and Harper upon *Synchytrium Taraxaci* and those of Rytz, Griggs, Kusano and von Guttenberg upon other species of the same genus". Gestützt auf diese Erwägungen schlägt dann Percival vor, den Genusnamen *Chrysophlyctis* aufzugeben und statt dessen die Art zu *Synchytrium* zu ziehen und *Synchytrium endobioticum* zu nennen.

Damit kann ich mich nun nicht einverstanden erklären. Denn 1. sind in der Gattung *Synchytrium* unzweifelhafte Mitosen des primären Kerns doch genügend oft beschrieben worden (von Guttenberg 09, Stevens 03, Kusano 09). Was Rosen als Amitose des primären Kerns von *Synchytrium Taraxaci* beschreibt, ist, wie wir oben sahen, zweifelhaft, und wenn ich auch keine Mitosen beobachten konnte, so hege ich doch die feste Vermutung, daß sie noch zu finden sein werden. 2. Die ganz eigentümliche Art der Zoosporenbildung in den Dauersporangien findet, soviel wir bis jetzt wissen, bei der Gattung *Synchytrium* nichts Ähnliches. Allerdings wären die von Fischer in der Sektion *Pycnochytrium* zusammengefaßten Arten auf diesen Punkt hin noch genauer zu untersuchen. Die gelegentlich auftretenden amitotischen Kernteilungsvorgänge, die Griggs bei *Synchytrium* als nuclear gemmation bezeichnet, sind bei *Chrysophlyctis* zu einem regelmäßig sich wiederholenden, das ganze Leben der Dauerspore beherrschenden Vorgang geworden. 3. Ist noch der eigentümlichen Art und Weise zu gedenken, wie die Sporen von *Chrysophlyctis* bis tief in das Innere der Gewebe des Wirtes hineingelangen können, indem die angegriffene Zelle sich weiter zu teilen imstande ist. Darüber soll Näheres im folgenden Abschnitt gesagt werden. Hier sei nur erwähnt, daß für *Synchytrium* noch nichts Ähnliches beschrieben wurde. Gestützt auf diese drei Punkte schlage ich vor, die Art auch fernerhin als *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. zu bezeichnen. Damit soll natürlich nicht geleugnet sein, daß Beziehungen zu *Synchytrium* vorhanden sind, daraufhin deutet der ganze Entwicklungsgang der Sporangiensori und auch im großen Ganzen der Bau der Kerne und ich bin geneigt, anzunehmen, daß sich *Chrysophlyctis* phylogenetisch von *Synchytrium* ableitet. Vielleicht ist das starke Hervortreten der

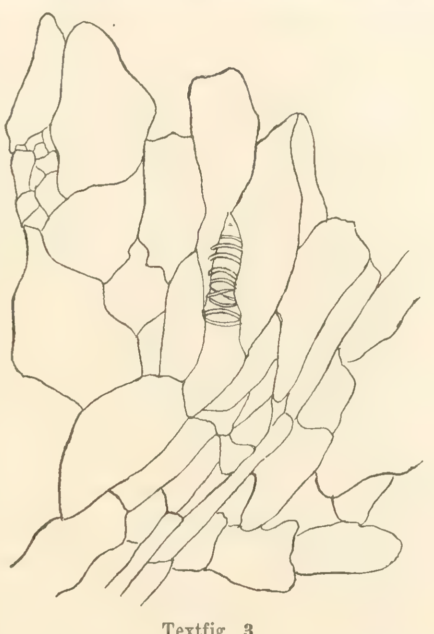
amitotischen Teilungsart und die eigentümliche Weise, Zoosporen zu erzeugen, nichts anderes als eine Anpassung an die eigentümlichen Lebensumstände, die es in Perioden, wo die befallenen Gewebe verfaulen, als notwendig erscheinen lassen, daß in kurzer Zeit eine große Menge Fortpflanzungskörper erzeugt werden und wo das langsame Durchlaufen all der vielen komplizierten Mitosen einen Zeitverlust bedeuten würde. So kann es auch verständlich erscheinen, daß die Fähigkeit der amitotischen Vermehrung der Kerne, die bei *Synchytrium* schon vorhanden war, hier zu einem ganz besonders hohen Grade gedieh.

b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze.

Die durch *Chrysophlyctis endobiotica* an den verschiedenen Teilen der Kartoffelpflanze hervorgerufenen Geschwülste können nach der Nomenclatur, die Küster in die pathologische Pflanzenanatomie eingeführt hat, als kataplasmatische Gallen bezeichnet werden. Solche Kataplasmen sind vor allem durch den geringen Grad ihrer Gewebedifferenzierung und durch den Mangel von charakteristischen und gesetzmäßig wiederkehrenden Größen- und Formverhältnissen ausgezeichnet. In der Tat zeigen die Geschwülste meist ein großzelliges, wenig differenziertes Parenchym. Nur an den Punkten, wo der Parasit frisch eingedrungen ist, finden sich Komplexe kleinerer, sehr plasmareicher, oft in Teilung begriffener Zellen. Die nicht selten in solchen Geweben beobachteten Kernteilungen boten einen durchaus normalen Anblick dar. Außer diesen kleinzelligen Komplexen finden sich dann manchmal im Parenchym auch einzelne langgestreckte, der Stoffleitung dienende Elemente und hin und wieder wohl auch eine schraubig verdickte Tracheide, wie das Textfig. 3 zeigen soll. Aber in der ganzen Verteilung dieser Elemente läßt sich keine regelmäßig wiederkehrende Gesetzmäßigkeit auffinden. Vielleicht ausgenommen die eine Tatsache, daß alle langgestreckten leitenden Elemente gegen die Peripherie hin verlaufen und besonders zu jenen Zellagen, in denen sich der Parasit niedergelassen hat. Daß die Tracheen hier durch wohl akzessorisch auftretende Tracheiden ersetzt werden, stimmt mit den von von Guttenberg (05) an verschiedenen Mycocecidien und von Stämpfli an Uredineengallen gemachten Erfahrungen überein. Frappanter wird uns das noch in dem nächsten Falle entgegentreten. Von Guttenberg will diese Hemmungsbildung auf einen Funktions-

wechsel zurückführen, der darin bestehen soll, daß die Tracheiden der hier eher nötigen Speicherung des Wassers als seiner Leitung zu dienen hätten, eine Erklärung, die mir auch für unsere Fälle recht plausibel erscheint.

Dunkel war bis dahin die Frage, wie es dem Parasiten möglich ist, in so tief unter der Epidermis liegende Schichten einzudringen und dort seine Dauersporangien zu bilden. Die Infektion der epidermalen Schichten erfolgt wahrscheinlich so, daß die amöboiden Jugendstadien des Pilzes die dünnen Wände der zarten Gewebe der Augen oder der Wurzeln, die sie mit Vorliebe befallen, durchbohren. Das nehmen auch Percival und Johnson an, ohne daß es allerdings gelungen wäre, ein solches Eindringen zu beobachten. Aber wie kommt von dort der Pilz in die tieferen Gewebeschichten? Percival glaubt, daß es die benachbarten Zellen sind, die zu starkem Wachstum angeregt werden und so die infizierte Zelle überwallen und während ihres Wachstums rückwärts liegen lassen.



Textfig. 3.

Meine Fig. 51 u. 52 (Taf. III) geben eine andere Erklärung. Der durch den Pilz in seinen Lebensvorgängen wohl etwas irritierte Kern der Kartoffel hat die Fähigkeit, sich zu teilen, doch noch nicht verloren. Und so fanden sich denn glücklicherweise die beiden gegebenen Bilder, allerdings die einzigen, die mir in meinen ganzen Präparaten entgegengetreten sind. In beiden befinden sich die Kerne in der Metaphase. Bei Fig. 51 liegt ein Parasit in der befallenen Zelle und die neue Zellwand wird offenbar nachher so gebildet werden, daß die eine Tochterzelle von einem Parasiten besetzt, die andere frei sein wird. Ein anderes Bild bietet Fig. 52, wo die beiden recht verschiedenaltrigen Parasiten auf die beiden Tochterzellen verteilt werden. Die Kernplatte liegt mit der Trennungs-

linie der beiden Parasiten in einer Ebene. Beim Vergleich der beiden Bilder muß die verschiedene Gestalt der Spindeln auffallen, beim einen verlaufen die Fasern parallel, beim anderen konvergieren sie zu beiden Polen. Ich glaube, die in Fig. 52 gegebene Abweichung — das normale Bild bei der Kartoffel scheint nach den Arbeiten von Němec und Mano das in Fig. 51 gegebene zu sein — durch den engen Raum, den die Parasiten dem Kern lassen, erklären zu können.

Daß in von Parasiten befallenen Geweben noch weitere Zell- und Kernteilungen stattfinden, ist für Chytridineengallen bis dahin nicht bekannt, wohl aber weist das ganze Verhalten eine große Ähnlichkeit mit den Prozessen auf, die in den durch Plasmodiophoraceen befallenen Zellen vor sich gehen. Für *Plasmodiophora Brassicae* sei vor allem an das bekannte Bild von Nawaschin erinnert, ferner an die Kerne der polyenergiden Zellen von *Veronica*, die durch *Sorosphaera Veronicae* befallen wurde, und die auch weiter imstande sind, sich mitotisch zu teilen (Bloomfield und Schwartz). Nach Shibata können Kerne mykorhizahaltiger Wurzeln, nachdem sie sich amitotisch geteilt haben, wiederum zu mitotischen Teilungen zurückkehren. Diese Tatsache führt mich dazu, zum Schluß noch einen kurzen Blick auf die Veränderungen, die mit den Kernen der infizierten Zellen vor sich gehen, zu werfen. Amitotische Teilungen habe ich in diesem Fall nie gesehen, wohl treten aber Veränderungen auf, die eine spätere normale Teilungsweise nicht als wahrscheinlich vermuten lassen. Die Regel ist eine starke Größenzunahme, von der im besonderen der Nucleolus betroffen wird (Fig. 44, 45, 53, Taf. III). Es finden sich aber dann auch manchmal lappige Kerne, wie sie Fig. 47 zeigt, die etwa an die Befunde von Guttenbergs und von mir für *Synchytrium* oder an die Kerne der Riesenzellen in Pflanzenteilen, die von *Heterodera* befallen wurden (Tischler 01, Nemec 10 b) erinnern. Ob nun gerade solche Kerne zu ferneren Mitosen geeignet sind, das konnte nicht ermittelt werden.

III. *Urophlyctis Rübsaameni* Magn.

a) Entwicklung des Pilzes.

Die Gattung *Urophlyctis* wurde 1886 von Schroeter aufgestellt. Er rechnete dazu eine von ihm früher als *Physoderma*

pulposum beschriebene, in Chenopodiaceen sich entwickelnde Chytridinee. 1897 zählte er vier Arten der Gattung auf, die in oberirdischen Teilen verschiedener Pflanzen leben, und gab folgende Diagnose der Gattung: „Mycel endophytisch, bei der Dauersporangienbildung viele Zellen durchziehend und viele Sporangien bildend, Schwärmsporangien (wo sie vorhanden sind) frei aufsitzend mit Haftfasern in die Nährzelle eindringend, Schwärmsporen mit einer Cilie, Oosporangien, intercellular, durch Kopulation von zwei jungen Fruchtkörpern gebildet, von denen einer anschwillt und zum Oosporangium wird, während der andere sich entleert, kleiner bleibt und als leere Blase lange Zeit anhaftet".

Diese im letzten Satz der Diagnose ausgedrückten angeblich sexuellen Vorgänge sind es hauptsächlich gewesen, die Schroeter veranlaßt haben, die *Urophlyctis*-Arten von den sonst so ähnlichen *Physoderma*- und *Cladochytrium*-Arten zu trennen und sie den Oochytridiaceen einzuordnen, wo sie sich mit *Diplophysa* und *Polyphagus* in einer seltsam zusammengewürfelten Gesellschaft befinden.

Anderer Ansicht war A. Fischer, der die von Schroeter beschriebenen Kopulationsvorgänge nicht als solche ansah, sondern die leeren, den Dauersporen anhaftenden Gebilde für „Sammelzellen", wie sie bei anderen Cladochytrien auch vorkommen, hielt. Das veranlaßte ihn, in der Rabenhorstschen Kryptogamen-Flora die von Schroeter und P. Magnus beschriebenen *Urophlyctis*-Arten je nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Zoosporangien auf die beiden Untergattungen *Urophlyctis* und *Physoderma* seiner Gattung *Cladochytrium* zu verteilen.

Dem Fischerschen Vorgang folgte P. Magnus, der uns seither mit einer Reihe neuer, recht interessanter Formen bekannt gemacht hat, nicht. Er hält die Gattung *Urophlyctis* auf Grund ihrer Sexualität aufrecht. Die von Magnus neu beschriebenen oder von ihm neu zu *Urophlyctis* gezogenen Formen leben im Gegensatz zu den früher bekannten *Urophlyctis pulposa, maior, Kriegeriana* in unterirdischen Pflanzenteilen, wo sie Gallen zu bilden imstande sind, in deren Inneren sich aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangene Hohlräume befinden. In diesen Hohlräumen sitzen die Parasiten, die keine Sporangien, sondern nur Mycel und Dauersporen hervorbringen. Die so charakterisierten Arten sind einmal die von Lagerheim als *Physoderma leproides* (Trab.) v. Lag. beschriebene, von Magnus zu *Urophlyctis* gezogene, auf Luzerne schmarotzende Form, dann die am ausführlichsten von P. Magnus

(97) beschriebene auf *Beta vulgaris* in Algier wachsende *Urophlyctis leproides* (Trab.) P. Magn. und schließlich *Urophlyctis Rübsaameni* P. Magn., die auf *Rumex scutatus* lebt und mit der ich mich nun eingehender zu beschäftigen gedenke. Dabei interessieren mich außer der seltsamen Lebensweise hauptsächlich die Frage nach der so viel umstrittenen Sexualität und dann die cytologischen Charaktere, die diesen einen Vertreter der Hyphochytridineen von den bis jetzt cytologisch besser bekannten *Synchytrium*-Arten unterscheiden.

Gleichzeitig mit mir haben Maire und Tison *Urophlyctis Kriegeriana* untersucht (11a). Es freut mich, konstatieren zu können, daß, wie aus dem vorläufigen Bericht der beiden Autoren hervorgeht, wir in den wichtigsten Punkten zu denselben Resultaten gelangt sind.

Mein Material entstammt den gleichen Standorten, wie das von P. Magnus untersuchte, nämlich aus der Gegend von St. Goar. Dem Oberleiter der staatlichen Reblausbekämpfung, Herrn E. Rübsaamen, der mir zu mehreren Malen selber erkrankte *Rumex*-Pflanzen zusandte oder durch seine Angestellten von verschiedenen Standorten zusenden ließ, sei auch an dieser Stelle für seine Bemühungen mein bester Dank ausgesprochen. Nachdem die Pflanzen, die an den Wurzeln zahlreiche, oft bis erbsengroße, meist dicht zusammensitzende Geschwülste aufwiesen, angekommen waren, pflanzte ich sie in Töpfe. Einige Exemplare wurden längere Zeit hindurch weiter beobachtet, bei anderen wurden, nachdem ich annehmen konnte, daß sich die ganzen Pflanzen vom Transport erholt haben, die Geschwülste abgeschnitten und fixiert. Bei den längere Zeit hindurch kultivierten Stöcken erlebte ich jedesmal eine Enttäuschung. Die Pflanzen trieben junge Schosse, Blätter und Blüten, als ich sie ausgrub, zeigten sich auch eine Menge neugebildeter Wurzeln, aber von den Gallen war bis auf wenige ausgetrocknete Reste nichts mehr zu sehen. Neue Geschwülste zeigten sich nie. So scheint denn in dem Kampfe zwischen Parasit und Wirt in den meisten Fällen die *Rumex*-Pflanze als Sieger hervorzugehen.

Auf Querschnitten durch frisches Material überzeugte ich mich zunächst von der Richtigkeit der von P. Magnus (01) gegebenen Schilderungen. Meist findet sich eine größere Höhle, die mit Dauersporen erfüllt ist und die, wie schon die in das Innere weit hineinragenden, noch nicht resorbierten Zellwandreste bezeugen, aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangen ist. In Ausbuchtungen dieser Höhlungen, die sich oft weit in das unverletzte

Parenchym hinein erstrecken, finden sich dann jüngere Zustände, Hyphen und junge angeschwollene Zellen, in denen nach der Ansicht von P. Magnus Antheridien und Oogonien unterschieden werden können. Die Antheridien sollen an dünnen Mycelfäden, die Oogonien an dicken entstehen. Die letzte Tatsache konnte ich trotz vielem Suchen an frischem Material nicht entdecken. Hingegen gelingt es, in Präparaten, die man sich durch Herauskratzen des Pilzes herstellen kann, Zustände zu finden, die an das, was Schroeter u. P. Magnus eine Kopulation nennen, erinnern (Fig. 66, 67, Taf. V). Da zeigen sich mehr oder weniger entleerte Zellen (angebliche Antheridien), die durch mehr oder weniger lange, ebenfalls inhaltlose Zwischenstücke mit größeren, mit Inhalt versehenen angeblichen Oogonien in Verbindung stehen. Ich führe diese Bilder nur der Vollständigkeit halber an. Auf solche und ähnliche, von P. Magnus gegebene Figuren hin lassen sich jedoch meiner Ansicht nach heute nicht mehr sexuelle Vorgänge postulieren, um so mehr, da sich ja in den verwandten Arten *Physoderma* und *Cladochytrium* in den sogenannten Sammelzellen vollständig homologe Gebilde nachweisen lassen. Die Entscheidung kann hier natürlich nur das Studium der Kernverhältnisse bringen.

Bevor ich dazu übergehe, sei jedoch noch ein Wort über die mit einer doppelten Membran versehenen Dauersporen gesagt. Eine Verbindung zwischen ihnen und den kleinen Zellen ließ sich durchaus nicht in allen Fällen feststellen. Läßt man die Dauersporen einige Zeit in Wasser liegen, so gelingt es leicht, ihre Keimung zu verfolgen. Eine im Innern sich bemerkbar machende lebhafte Bewegung der Schwärmsporen leitet den Vorgang ein. Dann treten in der äußeren Membran unregelmäßige Risse und Spalten auf, die schließlich zum Platzen zuerst der äußeren und dann auch der inneren Membran führen (Fig. 68, Taf. V). Die austretenden Zoosporen (Fig. 69, Taf. V) messen 1—3 μ im Durchmesser, sind mit einer Geißel versehen, führen die gleichen drehenden Bewegungen, die ich für *Chrysophlyctis* beschrieben habe, aus und weisen in ihrem Innern zwei mit Osmiumdämpfen sich schwarz färbende Punkte auf. Es ist auffallend, daß sich die Dauersporangien, wie diese Gebilde von nun an heißen sollen, nie ganz entleeren. Es bleiben stets protoplasmatische Reste, in denen sich helleuchtende, mit Osmiumsäuredämpfen sich schwärzende Öl- oder Fetttropfen befinden, zurück.

Die Keimung geht also in einer etwas anderen, wesentlich einfacheren Weise vor sich, als wie bei den Dauersporangien anderer, in die Nähe gehörender Arten (*Cladochytrium Butomi*, *Menyanthidis*, *Iridis*), wo sich von der äußeren Membran ein Deckel abhebt, aus dem dann der von der inneren Membran umschlossene Inhalt sich flaschenförmig herauswölbt, wie das von de Bary beschrieben wurde.

Bei der cytologischen Untersuchung stellte es sich bald heraus, daß das Objekt recht schwierig zu behandeln war. Vor allem konnte man es den Gallen von außen nie ansehen, ob sie auch wirklich den Pilz überhaupt und wenn, ob in den richtigen Stadien beherbergten und so wurden oft Geschwülste fixiert, eingebettet und geschnitten, von denen sich bei der Durchsicht der Schnitte herausstellte, daß die ehemals von der *Urophlyctis* bewohnte Höhle leer oder vollständig zugewachsen war. Dann kam es wiederum vor, daß wohl richtige Stadien vorhanden waren, daß aber die teilweise stark verdickten Zellwände des *Rumex* ein Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten bis zu den Pilzzellen verhindert hatten. Schließlich wurden alle Geschwülste vor der Fixierung durchschnitten und mit Nadeln und Skalpellen durchlöchert, um auf diese Weise eine doch einigermaßen befriedigende Tötung zu erlangen. Als Fixierungsmittel wurden Alkoholeisessig und das Flemingsche Gemisch angewandt. Das letztere leistete die besten Dienste. Gefärbt wurde mit dem Dreifarbenverfahren und vorzugsweise mit Eisenalaun-Hämatoxylin.

Einen Überblick über die verschiedenen Dinge, die uns in einer Höhlung entgegentreten, soll uns Fig. 70 (Taf. V) geben, die einer Geschwulst entstammt, in der sich recht gut die verschiedenaltrigen Zustände studieren ließen. Da sehen wir 1. außerordentlich dünne Hyphen, die sich an einigen Stellen zu besonders dichten Geflechten verfilzen, 2. mit einfachen Membranen umgebene ein-, zwei-, vier- bis vielkernige Zellen, 3. mit doppelt konturierten bräunlichen Membranen umgebene wenigkernige „Dauersporen“, 4. leere Zellen, die manchmal noch mit Hyphen in Verbindung stehen und 5. die stark aufgedunsenen, durch ihren stattlichen Nucleolus gleich auffallenden Kerne der Wirtszellen. In welchem Zusammenhang stehen die einzelnen der *Urophlyctis* angehörenden Elemente zueinander, wie ist eines aus dem anderen hervorgegangen? Diese Fragen sollen uns nun beschäftigen.

Die jüngsten Stadien der Infektion zu finden hält schwer. Wie schon erwähnt, hatten die von mir kultivierten Pflanzen die für mich recht unangenehme Eigenschaft, keine weiteren Geschwülste mehr zu bilden. So war ich denn im wesentlichen auf das mir zugeschickte Material angewiesen und da gelang es auch nur sehr selten, besonders bei im Frühling untersuchten Pflanzen ganz kleine, anscheinend jugendliche Anschwellungen, die sich manchmal an jungen Knospen vorfanden, zu schneiden und weiter zu behandeln. Einige weitere Aufschlüsse konnten dann aber in älteren Gallen die Ausbuchtungen der Höhlungen geben, in denen sich mit Vorliebe Jugendzustände des Pilzes aufhielten. Aus der Kombination all dieser Beobachtungen scheint mir nun hervorzugehen, daß die allerjüngsten Stadien des Pilzes dargestellt werden durch ein oft wirres Geflecht von Hyphen, die die infizierte Zelle völlig anfüllen, wie das Fig. 71 (Taf. V) zeigt. Die beiden Kerne deuten hier offenbar darauf hin, daß schon eine Verschmelzung zweier infizierter Zellen stattgefunden hat. Die Hyphen sind alle außerordentlich dünn und zeigen nur hin und wieder an ihren Enden kleine köpfchenförmige Anschwellungen. Daß es die Hyphen sind, die den Angriff auf die Wirtszellen eröffnen, und daß sie imstande sind, die Zellwände zu durchbohren, das hat schon P. Magnus bemerkt, aber andererseits ist es auch allen, die sich mit Cladochytrien beschäftigt haben, immer wieder aufgefallen, daß nach der Ausbildung der Dauersporen das Mycel abnimmt und daß schließlich gar nichts mehr davon zu bemerken ist. Ob wir nach Analogie der von Mykorrhizen her bekannten und von mancher Seite für Uredineen-Infektion angenommenen Verdauung der Hyphen durch den Wirt auch hier etwas Ähnliches zu erwarten haben, scheint mir fraglich. Es traten mir wenigstens nie Bilder entgegen, die an die von W. Magnus und Shibata gegebenen Figuren erinnern. Andererseits möchte ich ausdrücklich bemerken, daß die Hyphen nur äußerst schwer erkennbar sind und daß mir Bilder ihres Zerfalls deshalb wohl entgangen sein können.

Etwas unvermittelt an die eben geschilderten Zustände reihen sich die folgenden Figuren an. Daß die ein-, zwei- bis vielkernigen Zellen aus den kleinen Köpfchen der Hyphen hervorgegangen sind, darüber kann wohl nicht gut ein Zweifel herrschen, wenn auch hier eine bedenkliche Lücke klafft. In einem mehr oder weniger dichten Gewirr von Mycel liegen die Zellen. Einkernige Stadien, wie sie in den Figuren 72, 73 und 74 (Taf. V) wiedergegeben sind, waren

nicht allzu häufig zu finden. Der Kern zeichnet sich in ihnen durch stattliche Größe aus und außer dem hervorleuchtenden Nucleolus finden sich in ihm einige Lininstränge. Es folgen mehrkernige Entwicklungsstadien und es scheint eine Periode einzutreten, in der die Kerne kleiner, aber sehr zahlreich werden (Fig. 74, 77, Taf. V). Dann sehen wir wieder in großen Zellen wenige große Kerne. Die in jungen Stadien im Kern außer dem Nucleolus vorhandenen Lininstränge fallen später fort, die Kerne zeigen eine äußerst einfache Struktur, in der von einer Differenzierung von Chromatin und Linin nichts zu bemerken ist. Ist dann eine gewisse Größe erreicht und hat auch die Wand an Dicke zugenommen, so beginnt die Bildung der Zoosporen. Dann zeigen sich nur noch ganz wenige ziemlich große Kerne, die Chromatin abgeben, daneben liegen im Cytoplasma oft dicht gedrängt helle Kugeln, die eben genannten Zoosporen (Fig. 84, Taf. V). Daß sich auf allen Entwicklungszuständen im Cytoplasma große mit Osmiumsäure sich schwärzende Fett- oder Öltropfen finden können (Fig. 87, Taf. V), sei nur nebenbei erwähnt. Die ganze wohl durch die Jahreszeit und äußere Umstände bedingte Erscheinung findet sich nicht regelmäßig. Das ist in kurzen Worten der Entwicklungsgang der *Urophlyctis*, wie er sich aus dem Studium all meiner Präparate ergibt.

Dabei sei zunächst einmal auf den meiner Ansicht nach wichtigsten Punkt aufmerksam gemacht, dem auch nach Maire und Tison (11 a) die größte Bedeutung zukommt und dessen ganze Tragweite wir erst nach der Lektüre meines letzten Kapitels werden würdigen können. Bei *Synchytrium*, bei *Chrysophlyctis* sahen wir, wie eine einkernige Zelle zu bedeutender Größe anwächst, wie der eine Kern riesige Dimensionen annimmt und wie erst dann die Prozesse sich abzuspielen beginnen, die schließlich zur Bildung der Fortpflanzungsorgane führen. Anders hier! In der anwachsenden Zelle spielen sich die Vorgänge ab, die dazu führen, daß aus den einkernigen bald zweikernige, später vielkernige Zellen werden. Das einkernige Stadium hat seine Bedeutung verloren.

Welches sind nun die Vorgänge, die zur Bildung so vieler Kerne führen? Nie konnte ich eine Mitose sehen, nie auch nur einen Zustand, der etwa an das, was mir bei *Synchytrium* als Prophase oder Telophase so oft vor den Augen vorbeigezogen war, erinnerte und das, trotzdem ich all meine Aufmerksamkeit gerade auf diesen einen Punkt konzentrierte. Diesem negativen Befund läßt sich ein positiver anreihen. Amitosen waren gar nicht selten

und zwar die beiden von Griggs auseinandergehaltenen Typen: 1. Heteroschizis. Schon die Tatsache, daß oft paarweise genäherte Kerne sich finden, läßt diese Form der Amitose erwarten (Fig. 77, Taf. V). Dann finden sich aber doch auch richtige Einschnürungen der Nucleolen, wie sie Fig. 78 u. 79 (Taf. V) zeigen, oder gar in einer wenigkernigen Zelle Kerne, die ausgesprochen zwei große Nucleolen zeigen (Fig. 85, Taf. V). Immerhin können alle diese Bilder mit ebensoviel Berechtigung auch anders, nämlich als Verschmelzungen zweier Kerne betrachtet werden und ich muß sagen, daß für mich in dem gegebenen Fall die eine Deutung genau soviel Wahrscheinlichkeit für sich hat wie die andere. 2. Kernknospung (nuclear gemmation). Dieser Vorgang spielt sich hauptsächlich in den der Sporenbildung vorangehenden Entwicklungszuständen und während der Zoosporenbildung ab. Fig. 83 (Taf. V) zeigt uns eine Zelle mit verschieden großen Kernen. An einer Stelle ist deutlich zu sehen, wie der chromatinarme Nucleolus Chromidien in die Kernhöhle abgibt, der Austritt der Chromidien aus dem Nucleus ist besser in der Fig. 84 (Taf. V) wahrzunehmen. Diese Abgabe von Chromatin an das Cytoplasma, von wo dieses wohl in gelöster Form auf die Zoosporen, die mir immer vollständig chromatinfrei entgegengetreten sind, übergeht, ist ein durchaus regelmäßig auftretender Vorgang. Ich schreibe ihm die gleiche Bedeutung zu, die ich dem homologen Prozeß in den Dauersporangien von *Chrysophlyctis* gegeben habe, und ich stehe nicht an, auch hier die im Dauersporangium noch vorhandenen Kerne als polyenergid zu bezeichnen. In dieser Auffassung würde ich noch bestärkt, wenn ich die oben als Heteroschizis bezeichneten Vorgänge als Verschmelzungen von Kernen ansehen würde. Das hier angedeutete Gerüst einer Theorie noch weiter auszubauen, halte ich, bis weitere Beispiele Bestätigungen meiner Befunde bringen, für verfrüht.

Noch bleibt uns die Frage zu erörtern, ob sich aus der Cytologie irgendwelche Beweise für die von Schroeter und P. Magnus behauptete Sexualität von *Urophlyctis* herleiten lassen. Das ganze Verhalten der Kerne bietet uns nun dafür gar keinen Anhaltspunkt. Rein nach dem äußeren Anblick, den uns z. B. die Figuren 66 u. 67 (Taf. V) geben, wäre an ähnliche Bilder bei Peronosporeen oder Saprolegniaceen zu denken, aber wie ganz anders liegen hier die cytologischen Verhältnisse, die uns nicht die Spur einer Befruchtung, wie sie dort auftritt, zeigen. Leere Zellen, die durch einen äußerst dünnen Schlauch mit angefüllten verbunden waren, konnten mehr-

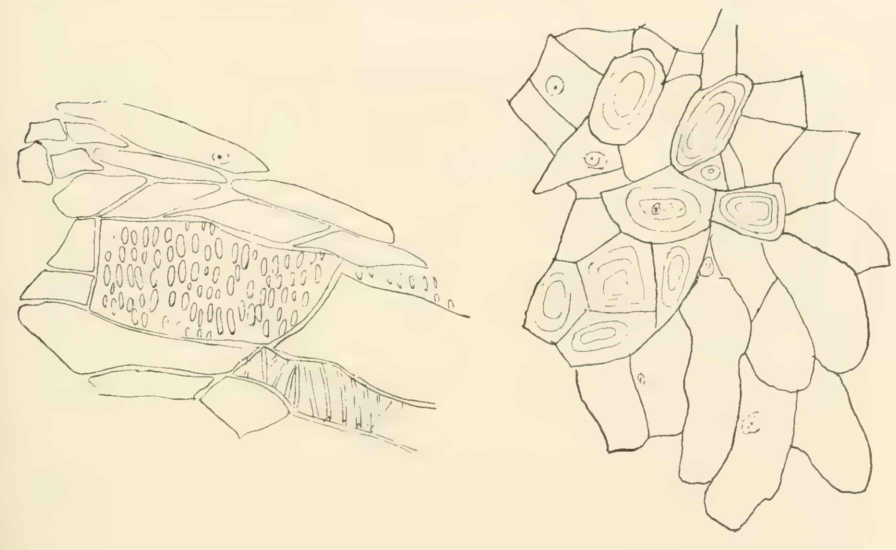
mals beobachtet werden (Fig. 88, Taf. V) und auch Bilder, wie sie Fig. 82 (Taf. V) zeigt, wo der Inhalt sich um einen leeren Hof gruppiert, waren nicht selten. Ob nun aber durch ein so enges Lumen, wie es die Hyphe von Fig. 88 (Taf. V) aufweist, beträchtliche Inhaltsmassen nach der anderen Zelle übergetreten sind, erscheint mir zum mindesten zweifelhaft. Eine andere Frage ist allerdings, was denn eigentlich aus dem Inhalt dieser Sammelzellen wird. Zuerst dachte ich, daß sie vielleicht ähnlich den *Mycorrhiza*-Hyphen vom Wirt verdaut würden. Aber auch diese Deutung erscheint mir zweifelhaft, hauptsächlich deshalb, weil die Auflösung allem Anschein nach von innen nach außen vor sich geht, dann aber auch, weil die verschmolzenen Zellkomplexe, in denen sich diese Zustände finden, wohl meistens nicht mehr viel Lebensenergie besitzen. So bleibt mir denn das ganze Verhalten noch fraglich und nur das eine steht für mich fest, daß es mit einer sogenannten Sexualität nichts zu tun hat. Wenn hier Sexualität vorhanden ist, so muß sie an einem ganz anderen Ort gesucht werden, nämlich entweder bei den Schwärmsporen, deren Kopulation mir nicht unmöglich erscheint, oder aber bei den an die Autogamie der Protozoen (Hartmann 09) erinnernden Vorgängen einer nicht eindeutig festgestellten Kernverschmelzung. Auch in diesem Punkt stimme ich also mit Maire und Tison (11 a) überein, die schreiben: „La copulation décrite par Schroeter et Magnus n'est qu'une apparence". Ferner sei auch an die Angaben von Lüdi erinnert, der schon vor längerer Zeit nachgewiesen hat, daß bei *Cladochytrium Menyanthidis* keine Oogonien-Antheridiensexualität vorhanden ist.

b) Der Einfluß auf die Wirtspflanze.

Auch die durch *Urophlyctis* hervorgerufenen Gallen müssen wir zu den Kataplasmen Küsters rechnen, denn in ihrem ganzen Bau treten keine gesetzmäßigen, sich wiederholenden Gewebedifferenzierungen auf. Auch hier ist großzelliges Parenchym vorherrschend. Verstreut finden wir darin außerordentlich stattliche Tracheiden, die ich ohne weiteres den Haberlandtschen Speichertracheiden zurechne und die eine gute Bestätigung der von Guttenberg (05) ausgesprochenen Ansichten bieten (Textfig. 4). Teleologisch schwerer zu verstehen sind gelegentlich auftretende Gruppen von Sklereiden, wie sie Textfig. 5 zeigt. Ähnliche Dinge sind ja von Zoocecidien her wohl bekannt und z. B. von Küster in aller Aus-

führlichkeit beschrieben worden, aber dort handelt es sich doch meistens um gesetzmäßig wiederkehrende „Mäntel“ bildende Schichten, über deren mechanische Bedeutung man sich einige Vorstellungen machen kann. Hier hingegen ist der mechanische Nutzen dieser sklerenchymatischen Gebilde nicht klar und ich vermute daher eher, daß wir es in den Membranen mit einer Ansammlung von wahrscheinlich hemicelluloseartigen Reservestoffen zu tun haben. Das ganz unregelmäßige Auftreten dieser Elemente erlaubt mir leider nicht, die Frage nach ihrer Bedeutung etwas eingehender zu studieren.

Daß unter dem Einfluß der *Urophlyctis* die Membranen der umgebenden Wirtszellen in eigentümlicher Weise sich verdicken und



Textfig. 4. Textfig. 5.

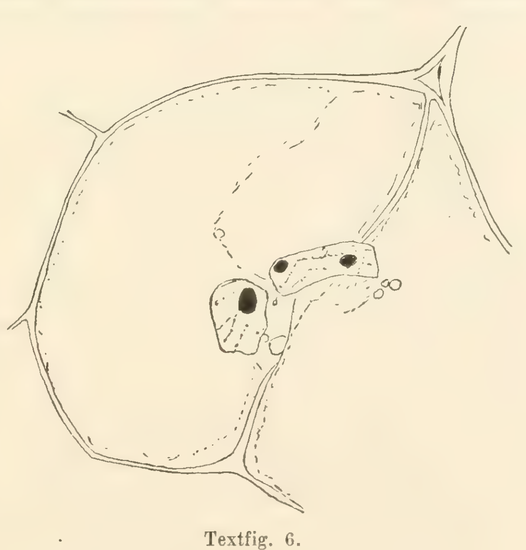
zäpfchenartige Vorsprünge in die den Parasiten beherbergende Höhlung treiben, hat schon Magnus in verschiedenen Arbeiten für verschiedene Arten konstatiert und gute Abbildungen von solchen veränderten Membranen gegeben (P. Magnus 97, 02 b, 01). Die zäpfchenartigen Vorsprünge, die bei Zellen auftreten, die von *Urophlyctis leproides* befallen wurden, finden sich hier nicht. Als Illustrationen von verdickten Wänden mögen Fig. 71 u. 72 (Taf. V) dienen. Bei Behandlung mit den bekannten Reagenzien für Cellulose, Chlorzinkjod und Jodjodkali + Schwefelsäure fiel es mir auf, daß die dem Parasiten benachbarten Wände im Gegensatz zu den weiter nach außen gelegenen Zellwänden der Galle keine Cellulose-

reaktion ergaben, sondern eine bräunliche Färbung annahmen. Mit Rutheniumrot zeigten sie hingegen immer eine schöne Rosafärbung, die auf das Vorhandensein von Pektinstoffen hinweist. Die im großen Praktikum von Strasburger angegebenen zuverlässigeren Färbungsmethoden für Pektinstoffe, bei denen der Färbung ein längerer Aufenthalt in Kupferoxydammoniak vorangeht, führten, weil die Schnitte schon an und für sich recht leicht zerfielen, zu keinem Erfolg. Und doch glaube ich, annehmen zu dürfen, daß der erste Schritt, der zur endgültigen Auflösung der Membran führt, in dem Herauslösen der Zellulose durch vom Pilz abgesonderte Enzyme besteht, die zurückbleibenden Pectinstoffe, die stark aufquellen, bieten den kommenden Angriffen weniger Widerstand dar.

Die aus der Fusion mehrerer Zellen hervorgegangenen Symplasten beanspruchen wohl gerade heute das Interesse des Cytologen und wir werden an ähnliche, durch *Heterodera* oder durch künstliche Eingriffe hervorgerufene mehrkernige Zellkomplexe erinnert, wie sie letzthin am ausführlichsten und resümierend von Němec (10 b) geschildert wurden. Was uns zunächst in die Augen fällt, ist die starke Vergrößerung, die die Zellkerne erfahren. Leuchten uns doch z. B. aus meiner Fig. 70 (Taf. V) die Kerne des *Rumex* am intensivsten entgegen. Das gleiche scheint bei der von *Urophlyctis pulposa* befallenen Pflanze der Fall zu sein, wie aus der Fig. 14 der Arbeit von P. Magnus (97) hervorgeht. Dort fallen in einem ungefärbten Präparat sogar schon die stark vergrößerten Kerne von *Chenopodium* auf, die von P. Magnus merkwürdigerweise weder im Text, noch in der Figurenerklärung erwähnt werden. Ein Vergleich der in normalen Parenchymzellen vorkommenden (Fig. 89, Taf. V) mit den durch den Parasiten veränderten *Rumex*-Kernen (Fig. 90, Taf. V) lehrt uns ferner, daß der Nucleolus sich vor allem außerordentlich vergrößert hat, daß jedoch das Chromatin und Linin bis auf spärliche Reste verschwunden ist. Ganz ähnlich veränderte Kerne fanden sich auch in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen (Tischler 01, Fig. 12). Einbuchtungen und Kanäle zeigen sich nicht so stark ausgeprägt wie in den durch Synchytrien beeinflußten Kernen verschiedener Wirtspflanzen, wohl zeigen sich aber manchmal so eigenartige Bildungen, wie Fig. 81 (Taf. V) sie aufweist, wo zwischen zwei wachsenden Parasiten der *Rumex*-Kern eingequetscht und zusammengedrückt wurde. Nachdem ich die Ausführungen von Němec (10 b) über das Entstehen der großen Kerne in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen, die aus der Verschmel-

zung einer ganzen Menge kleiner Kerne hervorgegangen sind, gelesen hatte, suchte ich auch in meinen Präparaten nach ähnlichen Vorgängen. Zwei eng aneinanderliegende Kerne, wie sie Fig. 71 (Taf. V) zeigt, waren in der Tat nicht selten. Aber Figuren, die ich eindeutig hätte als Verschmelzung deuten können, fanden sich nicht, und ich glaube entschieden, daß es nur Wachstumsprozesse sind, die an den Kernen solche allerdings recht abnorme Gestaltsveränderungen hervorrufen. Daß die einmal so intensiv umgestalteten Kerne sich noch mitotisch zu teilen vermögen, erscheint mir unwahrscheinlich, es ist mir auch niemals das Bild einer mitotischen oder amitotischen Kernteilung entgegentreten.

Zum Schluß sei dann noch auf einen Fall eines wohl durch vom Parasiten ausgehende Reize verursachten Kernübertritts in benachbartes Gewebe hingewiesen (Textfig. 6). Es ist das nicht etwa das einzig beobachtete derartige Vorkommen und es scheint mir auch unwahrscheinlich, daß künstliche Einflüsse dabei eine Rolle gespielt haben, es wäre ja nur vielleicht an die ganz kurze Zeit vor der Fixierung vorgenommenen Lädierungen zu denken. Immerhin ist nicht einzusehen, warum der wachsende Pilz nicht ähnliche Vorgänge im Nachbargewebe auszulösen vermag, wie der mit mechanischen Mitteln arbeitende Mensch (Körnicke, Miehe, Němec 10b).



Textfig. 6.

IV. Die Bedeutung der cytologischen Forschung für eine auf phylogenetischer Grundlage aufgebaute Systematik der Chytridineen.

Die Frage nach der Stellung der Chytridineen im System ist wohl so alt wie die Kenntnis ihrer Arten und man kann beinahe

sagen, daß jeder Forscher, der sich mit diesen so mannigfaltigen Formen abgegeben hat, zu einer eigenen Auffassung ihrer Verwandtschaft gekommen ist. Es klingt nun beinahe banal, wenn ich sage, daß heute wohl eines der ausschlaggebendsten Merkmale für die Beurteilung der Phylogenie niederer Organismen ihre Kernverhältnisse sind. Sie sollen nicht das einzige Kriterium sein und es ist notwendig, daß auch alle anderen physiologischen und morphologischen Tatsachen mit berücksichtigt werden. Denn schließlich sind, wie ich die Dinge ansehe, auch die Art und Weise der Verteilung der chromatischen Substanz, das Verhalten der Nucleolen, das Vorhandensein von mitotischen oder amitotischen Kernteilungen und alle damit zusammenhängenden Merkmale Anpassungsmerkmale, so gut wie das Vorhandensein von ein oder zwei Geißeln an der Zoospore oder wie die Zerklüftung des Sorus. Das trifft wohl für manchen der im Kern sich abspielenden Lebensvorgänge, die man ja direkt experimentell beeinflussen kann, in sehr hohem Maße zu. Aber auf der anderen Seite glaube ich doch, daß z. B. der Tatsache, ob bis zu einem gewissen Altersstadium ein Organismus monenergid oder polyenergid ist, eine mindestens ebenso große Bedeutung zukommt, wie dem Vorhandensein von ein oder zwei Geißeln an seinen Schwärmsporen. Daß die mit Kernverschmelzung und Reduktion der Chromosomenzahl verbundenen sexuellen Vorgänge eine ausschlaggebende Rolle in der Systematik spielen und von jeher gespielt haben, brauche ich wohl nicht besonders zu erwähnen. Von diesem Gesichtspunkt aus müssen wir die Stellung der Chytridineen in einem natürlichen System beurteilen. Doch zuvor soll uns noch eine andere Frage beschäftigen. Welches sind die Grundsätze, die uns bei einer Gruppierung der heute als Chytridineen zusammengefaßten Gruppen leiten?

1884 beschrieb de Bary vier Gruppen von Chytridiaceen, von denen sich die Rhizidien und Cladochytrien durch Mycelbildung auszeichnen, während die Olpidien und Synchytrien zeitlebens ohne Mycel auskommen. Er schreibt aber ausdrücklich, daß seinen Beobachtungen die Voraussetzung zugrunde liege, daß die vier unterschiedenen Gruppen wirklich eine einzige Verwandtschaftsreihe bilden. Einschränkend sagt er weiterhin, daß diese Voraussetzung jedoch durchaus nicht notwendig sei und daß es sich ganz ebensogut um zwei verwandtschaftlich durchaus getrennte Reihen handeln könne, die phylogenetisch sich von verschiedenen Gruppen her ableiten ließen.

Dem Vorhandensein oder Fehlen eines Mycels schreibt auch A. Fischer, der die Chytridiaceen an den Anfang der ganzen Pilzreihe stellen möchte, die größte Bedeutung zu und er stellt die *Myxochytridineae*, mycellose Formen, den mit einem mycelialen Teil versehenen Mycochytridineen gegenüber. Die Unterabteilungen der *Myxochytridineae*, *Monolpidiaceae* und *Merolpidiaceae* entsprechen den de Baryschen Olpidien und Synchytrien, während die Mycochytridineen je nach der Ausbildung ihres Mycels in *Holochytridiaceae*, *Sporochytridiaceae* und *Hyphochytridiaceae* geschieden werden, wobei wohl die Auffassung zugrunde liegt, daß sich die ein gut ausgebildetes Mycel führenden Formen aus den einfachen mit nur einigen zarten Fäden versehenen oder ganz mycellosen phylogenetisch ableiten lassen.

Für Schroeter ist die damals meist ungenügend beobachtete und beschriebene Sexualität das entscheidende Merkmal und er glaubt, die *Oochytridiaceae*, eine, wie wir oben gesehen haben, aus recht heterogenen Formen zusammengewürfelte Gruppe, allen anderen Familien, die er im ganzen in der de Baryschen Auffassung aufrecht erhält, gegenüberstellen zu können.

In seiner Stammesgeschichte behält Lotsy die Einteilung in Myxochytridineen und Mycochytridineen bei, trotzdem er den Wunsch nach einer anderen Einteilung, nämlich nach der Zahl der Geißeln der Zoosporen nicht unterdrücken kann. Er sagt dann aber auch selber: „Wer weiß, ob nicht die parasitische Lebensweise zum Verlust einer Cilie geführt hat?“ Besonders Atkinson hat aber darauf hingewiesen, daß die Zahl der Cilien für die Systematik der Phycomyceten nicht ausschlaggebend sein kann, einmal schon deshalb, weil sie in manchen Fällen nicht einmal bei Sporen, die in dem gleichen Sporangium entstanden sind, konstant ist und dann, weil er bei *Pythium intermedium* sah, wie die zuerst zweiciligen Sporen im Laufe ihrer Entwicklung sich in zwei eincilige teilen.

So sind denn rasch die wichtigsten für die Einteilung der Chytridineen gebrauchten Charaktere an uns vorübergezogen. Ihr Wert ist, und das wird auch in den meisten Fällen zugegeben, zweifelhaft. Am brauchbarsten ist vielleicht das Vorhandensein oder Fehlen eines Mycels und da ist wohl ohne weiteres einleuchtend, daß Formen, wie die Cladochytrien oder *Polyphagus* mit ihren weitverzweigten Fäden nicht allzu nahe an *Synchytrium* stehen. Etwas anders verhält es sich mit Arten, die nur äußerst

dünne, nur sehr wenig an die Hyphen der höheren Pilze oder der übrigen Phycomyceten erinnernde Fäden in das Innere ihres Wirtes bohren, und so kann ich, trotzdem ich die betreffenden Arten nur oberflächlich kenne, nicht verhehlen, daß mir scheint, daß z. B. *Rhizophidium* in den bisherigen Systemen viel zu weit von den Olpidien weggerückt ist.

Ich möchte nun auf Grund meiner cytologischen Forschungen die Idee zu einer anderen Einteilung vorschlagen. Ob sie sich durchführen läßt, das ist allerdings heute, wo nur noch so wenige Gattungen cytologisch untersucht sind, noch fraglich.

Wir haben in den von mir behandelten Beispielen bei einer Mycochytridinee und bei zwei Myxochytridineen ein verschiedenes Verhalten der Kerne während der Entwicklung der jungen Spore zur Dauerspore oder zum Sporangium kennen gelernt. 1. Bei *Synchytrium* und bei *Chrysophlyctis* hielt der primäre Kern mit dem Wachstum der jungen Spore Schritt, ohne sich zu teilen, der Organismus war bis zu dem Alter, wo die schließlich zur Bildung der Zoosporen führenden Teilungsprozesse einsetzten, monergid. 2. Anders bei *Urophlyctis*. Dort gingen mit dem Wachstum der jungen Spore Vermehrungen der Kerne Hand in Hand. Von frühester Jugend an war der Organismus polyenergid.

Ich würde auf diese Unterscheidung kein so großes Gewicht legen, wenn sie nicht durch alle von anderen herrührenden bis dahin ausgeführten Forschungen bestätigt würde. Das trifft zu für alle bis jetzt cytologisch untersuchten Synchytrien. Überall erreichen die Spore und ihr Kern beträchtliche Größen, die vom jüngsten Stadium recht abweichen, bevor die ersten Kernteilungen beginnen. Für die zweite Gruppe muß ich die Beispiele etwas eingehender behandeln, weil sie in zum Teil schwer zugänglichen wenig bekannten Arbeiten beschrieben wurden. Unserer *Urophlyctis Rübsaameni* am nächsten stehen die von Maire und Tison behandelten *Urophlyctis hemisphaerica*, *Physoderma Urgineae*, *Physoderma Gerhardti*, dann *Cladochytrium Menyanthidis*, über das Lüdi gearbeitet hat. Alle die betreffenden Formen zeigen in ihren Kernen das hier geschilderte Verhalten. Es gehören dann noch, was nicht von vornherein zu erwarten war, die Olpidien, die bis dahin cytologisch erforscht worden sind, hierher. Für *Olpidium Brassicae* ist das in der auch sonst wertvollen, leider viel zu wenig bekannten Abhandlung von Faworsky geschildert, für *Olpidium Dicksonii* (Wright) Wille, gibt Löwenthal (04) dieselben Vorgänge

an. Ob hingegen auch *Zygorhizidium Willei* hierher zu rechnen ist, habe ich aus der Löwenthalschen Darstellung nicht mit Sicherheit entnehmen können, allein dieser Fall ist wohl auch sonst recht abweichend, dadurch, daß zu Anfang der vegetativen Entwicklung ein ziemlich sicher nachgewiesener Kopulationsvorgang sich abspielt. Ein Anschluß an *Polyphagus Euglenae* scheint mir, soviel ich aus Referaten der Dangeardschen Darstellung die dort sich abspielende Kopulation kenne, am wahrscheinlichsten.

Daß die Olpidien von den Synchytrien so abweichen und so starke Anklänge an *Physoderma* und *Urophlyctis* zeigen, spricht für meine oben gegebene Vermutung, daß sie viel nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Mycochytridineen als zu den gewöhnlich mit ihnen zusammengestellten Synchytrien haben. Um meine Ansicht kurz auszudrücken, so glaube ich, daß wir zwei Reihen unterscheiden müssen, einmal *Synchytrium-Chrysophlyctis* und dann eine zweite, viel formenreichere, die mit den einfachen Olpidien beginnend, über die Rhizidien zu den Cladochytrien und vielleicht bis zu den *Hypochytridiaceae* führen würde. Wo *Polyphagus* und *Zygochytrium*, die beiden einzigen Gattungen, für die geschlechtliche Vorgänge zuverläßlich nachgewiesen wurden, hingehören, ist mir noch zweifelhaft. Doch scheinen sie mir am besten in die Nähe der *Ancylistineae* zu passen. Das sind wie gesagt vorläufig, bis noch eine ganze Menge von Gattungen cytologisch untersucht worden sind, Vermutungen, die aber dem heutigen Stand unseres Wissens besser entsprechen als wie die landläufigen Systeme. Eine andere Frage wäre dann, ob sich die Synchytrien vielleicht von der anderen Reihe her ableiten ließen oder ob wir zwei phylogenetisch für sich dastehende Reihen vor uns haben. Um das zu entscheiden, muß ich etwas weiter ausgreifen und damit auf unsere eigentliche Frage auf die Stellung der Chytridineen im System zu sprechen kommen.

Die Ansicht, daß sich die Chytridineen von komplizierter gebauten Pilzen ableiten und erst infolge des parasitischen Lebenswandels so einfache Formen angenommen haben, wird wohl heute nicht mehr von vielen Forschern geteilt. Eine Zusammenstellung aller Argumente, die dagegen sprechen, hat Atkinson gegeben. Seit Fischer werden sie als Archimyceten an den Anfang der pilzlichen Entwicklungsreihe gestellt. Weniger Einigkeit herrscht in der Frage, von welcher Gruppe primitiver Organismen sich die Chytridineen ableiten. Hier sind schon die verschiedensten Möglich-

keiten erwogen worden. Lotsy macht, indem er sich auf die Betrachtungen verschiedener Autoren, wie z. B. Lagerheim (93) und Klebs stützt, auf eine gewisse Ähnlichkeit mit den Endosphaereen unter den grünen Algen aufmerksam, und auch Wettstein hat in allerletzter Zeit wieder auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Chlorophyceen hingewiesen. Leider ist z. B. *Chlorochytrium* cytologisch noch nicht untersucht. Aber ich glaube nicht, daß durch solch eine Untersuchung die Lotsysche Anschauung an Boden gewinnen würde. Schon die Zweiciligkeit der Schwärmsporen scheint mir, trotzdem ich diesem Merkmal kein allzugroßes Gewicht beizulegen vermag, dagegen zu sprechen. Die Tatsache, daß wir es bei den Endosphaereen mit intercellulären Parasiten zu tun haben, während die Chytridiaceen entweder intracellulär parasitieren oder der Wirtszelle aufsitzen, darf nach meiner Ansicht auch nicht übersehen werden. Ganz ähnliche Erwägungen veranlassen mich auch, den Beziehungen zu Flagellaten keine allzu große Bedeutung zuzumessen. Viel erwähnt werden dann auch Ähnlichkeiten mit den Plasmodiophoraceen. Maire und Tison (09) haben schon darauf aufmerksam gemacht, daß den Chytridiaceen der für die Plasmodiophoraceen so charakteristische Evolutionscyklus mit seinem Wechsel von vegetativen und generativen Kernteilungen abgeht.

Meiner Meinung nach hat Pavillard das Richtige getroffen, der darauf hinweist, daß die so überaus charakteristischen Kernteilungsvorgänge nur Ähnlichkeiten mit den homologen Prozessen bei Protozoen und zwar speziell bei den Sporozoen aufweisen. Betrachten wir z. B. den agamen Entwicklungscyklus der klassischen *Eimeria Schubergi* und halten wir den Lebenslauf eines *Synchytrium* daneben, so werden wir genug Vergleichspunkte finden. Hier wie dort findet nach dem Eindringen in eine Wirtszelle ein starkes Heranwachsen des Parasiten statt, mit dem das Wachstum seines Kernes Hand in Hand geht. Dann erst beginnen die Teilungen, die zur Bildung der Agameten bei *Eimeria*, der Zoosporen bei *Synchytrium* führen. Daß sich beim einen begeißelte Zoosporen, beim anderen unbegeißelte Agameten zeigen, das ist wohl nichts anderes als eine Anpassung an die verschiedene Lebensweise. Und daß sich bei *Synchytrium* der Zellinhalt zerklüftet, bevor die Bildung der Zoosporen beginnt, ist auch nur von sekundärer Bedeutung. Wichtiger ist, daß die bei den Chytridiaceen eine so große Rolle spielenden Vorgänge amitotischer Kernteilung uns auch

bei den Coccidien entgegentreten. Was Griggs Heteroschizis nennt, das finden wir als Teilung eines Polykarions bei *Adelea ovata* (Jollos zitiert nach Hartmann 11) wieder. Die Kernknospung tritt uns bei *Eimeria Schubergi* in Form der Chromidienbildung bei der Reifung der Makrogameten entgegen. Sind all diese Ähnlichkeiten einmal hervorgetreten, so ist wohl nur noch ein kleiner Schritt bis zu der Frage, ob sich denn nicht auch bei den Chytridiaceen eine den Coccidien ähnliche Mikro- und Makrogametenbildung finden ließe. Percival bezeichnet auch in der Tat die bei *Chrysophlyctis* gefundenen verschieden großen Schwärmsporen als „Gametic anisospores", setzt aber selber zu diesem Wort vorsichtigerweise ein Fragezeichen. Mir ist es ebensowenig wie ihm jemals gelungen, einen richtigen Konjugationsvorgang aufzufinden. Sollte ein solcher gefunden werden, so dürfte es dann keine großen Schwierigkeiten mehr bieten, die seltsame Aufteilung der chromatischen Substanz des Primär-Nucleus durch Kernknospung als einen wenn auch noch recht primitiven Reduktionsprozeß anzusehen, der dann auch seinerseits wieder nur Homologes bei den Coccidien fände. Ist es auf diese Weise möglich, einige Klarheit über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Synchytrium* und *Chrysophlyctis* zu gewinnen, so liegt bei der anderen Reihe, den Olpidien, Rhizidien, Cladochytrien die Abstammung noch im Dunkeln. Ob sie sich als besondere Gruppe von anderen Sporozoen (ich finde am ehesten Ähnlichkeit mit *Bertramia*-Arten) ableiten lassen oder ob sie vielleicht doch aus den Synchytrien hervorgegangen sind, wird wohl erst die Zukunft klären und auch der Frage, ob sich dann hier die mit unzweifelhaft geschlechtlicher Fortpflanzung versehenen *Polyphagus* und *Zygorhizidium* anreihen und ob sich von ihnen über die Ancylistineen und Saprolegnien die Oomyceten und Zygomyceten ableiten lassen, wie das besonders Atkinson möchte, muß noch auf Grund mancher Untersuchungen, die auch das physiologische (z. B. Chemotaxis) und cytologische Verhalten zu berücksichtigen hätten, nachgeforscht werden. Erst dann wird wohl die Systematik der Phycomyceten den hohen Ansprüchen entsprechen, die P. Vuillemin in seinem geistreichen Aufsatz an sie stellt und die er mit den Worten, die auch den Schluß dieser Arbeit bilden mögen, ausdrückt: „La systématique des Champignons par cela même qu'elle est plus délicate et qu'elle réclame l'emploi de caractères plus variès tend à devenir plus complète, plus naturelle que toute autre en s'appuyant sur l'ensemble des

manifestations biologiques, sans subir le joug du caractère dominateur, sans accorder de préséance à la sexualité sur la reproduction ni à la reproduction sur la végétation, sans sacrifier la physiologie à la morphologie".

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Der primäre Kern von *Synchytrium Taraxaci* weist in den jüngsten Stadien einen stattlichen chromatinreichen Nucleolus auf.

2. Dieser Nucleolus wird in der Folge chromatinärmer und es treten zu gleicher Zeit sekundäre Nucleoli auf. Diese können in Form von Chromidien aus dem Kern ins Cytoplasma übertreten. Dort können sie zu neuen Kernen werden. Das öftere Vorkommen von Zellen mit ungleich großen Kernen kann so eine Erklärung finden.

3. Mitotische Teilungen des primären Kernes wurden nicht gefunden, was aber wahrscheinlich nur der ungenügenden Menge angetroffener günstiger Stadien zuzuschreiben ist.

4. Die sekundären Kerne teilen sich mitotisch. Die Kernteilungen im unzerklüfteten Sorus unterscheiden sich von denen im zerklüfteten Sorus durch das Verhalten des Nucleolus, der im ersten Falle während der ganzen Mitose im Cytoplasma neben dem sich teilenden Kern persistiert, im zweiten jedoch bei der Bildung der Chromosomen und der Spindelfasern ganz verbraucht wird.

5. Die Spindelfasern sind intranucleären Ursprungs, sie gehen aus Lininfäden hervor.

6. Im unzerklüfteten Sorus finden die Kernteilungen gleichzeitig statt, im zerklüfteten verlaufen sie in jedem Sporangium unabhängig vom benachbarten selbständig gleichzeitig.

7. Die Schwärmsporen von *Chrysophlyctis endobiotica* besitzen eine Geißel, einige kleine mit Osmiumsäure sich schwärzende Körner und ein paar winzige Chromatinpartikelchen. Von einem Kern kann bei ihnen nicht gesprochen werden.

8. Die jüngsten parasitären Zustände zeigen einen ausgesprochenen Kern mit großem Nucleolus und eine sehr geringe Menge von dichtem Cytoplasma. Die Zellmembran bildet sich erst im Laufe der Entwicklung des Parasiten aus.

9. Eine Kartoffelzelle kann von einer großen Anzahl (bis 8) Sporen befallen sein.

10. Aus diesen jungen Sporen gehen durch weitere Wachstumsprozesse Sporangiensori und Dauersporangien hervor.

11. In den heranwachsenden Sporen finden sich mit Osmiumsäure sich schwärzende Tropfen, die später verbraucht werden.

12. Die Waben des Cytoplasmas werden bei der Heranbildung der Dauersporangien immer weitmaschiger, die Zoosporen bilden sich im Cytoplasma unabhängig vom Kern.

13. Der Kern, der später ein reiches Netz von Linin zeigt, gibt während des Wachstums Chromatin in Form von Chromidien an das Cytoplasma ab. Mitotische Teilungen des Primärkerns finden sich nie.

14. Am Bau der Wände der Dauersporangien sind die Wirtszellen mit beteiligt, die Wände sind verholzt.

15. Mehrkernige, mit verschieden großen Kernen versehene Zustände stellen den Übergang zu den Sporangiensori dar.

16. Die Parasiten gelangen dadurch, daß sich die befallenen Wirtszellen noch weiter zu teilen vermögen, oft bis weit ins Innere des kranken Gewebes.

17. *Chrysophlyctis* unterscheidet sich von *Synchytrium* durch die Art der Zoosporenbildung in den Dauersporangien und ferner durch die Art und Weise des Eindringens in tiefer liegende Gewebeschichten. Es wird vorgeschlagen, die Art auch fernerhin *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. und nicht, wie Percival will, *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. zu nennen.

18. Die „Dauersporen" von *Urophlyctis Rübsaameni* müssen Dauersporangien heißen. Ihre Keimung geht so vor sich, daß ihre äußere dicke Membran in vorgebildeten Rissen platzt, es werden eine große Zahl einciliger mit Fetttropfen versehener Zoosporen entlassen, ein protoplasmatischer Rest bleibt zurück.

19. Die jüngsten Infektionsstadien werden durch ein wirres Geflecht von Hyphen dargestellt, die die Wirtszellen anfüllen. In späteren Stadien zeigen sich große Höhlungen, die durch die Auflösung der Membranen der Wirtszellen zustande kommen.

20. An den köpfchenförmigen Anschwellungen der Enden der Hyphen entstehen die jungen Sporen, die zunächst einkernig sind.

21. Mit dem Wachstum der Sporen Hand in Hand gehen Kernteilungen, die zunächst zu einem vielkernigen, mit kleinen Kernen versehenen, dann zu einem mit wenigen aber großen Kernen versehenen Zustand führen.

22. Mitotische Kernteilungen wurden nie wahrgenommen, wohl aber Kernknospungen und Heteroschizis.

23. Kernknospung findet sich hauptsächlich in den der Zoosporenbildung vorangehenden Stadien. Die Zoosporen bilden sich unabhängig von den Kernen im Cytoplasma.

24. Die von P. Magnus behauptete Antheridien-Oogoniensexualität konnte nicht bestätigt werden. Die anhaftenden leeren Zellen entsprechen durchaus den „Sammelzellen“ A. Fischers.

25. In der Familie der Chytridiaceen lassen sich zwei Reihen unterscheiden. Zu der ersten gehören Formen, die bis zu dem Alter, wo die zur Zoosporenbildung führenden Teilungen einsetzen, einkernig sind; zur zweiten Reihe Formen, bei denen mit dem Wachstum der Zellen Hand in Hand Kernteilungen vor sich gehen. Der ersten Reihe sind *Synchytrium* und *Chrysophlyctis*, der zweiten die bis dahin untersuchten Olpidien und Cladochytrien zuzurechnen.

26. Die Chytridiaceen weisen in ihrem Entwicklungsgang am meisten Ähnlichkeit mit den Sporozoen auf, mit denen sie vielleicht durch verwandtschaftliche Beziehungen verbunden sind.

27. *Synchytrium Taraxaci* veranlaßt ein Anschwellen der von ihm befallenen Wirtszelle, in späteren Stadien eine Auflösung der Wände der benachbarten Zellen, so kommt ein aus wenigen Zellen bestehender Symplast zustande; *Chrysophlyctis endobiotica* befällt eine Zelle, die sich weiter zu teilen vermag, vom Pilz ausgehende Reize veranlassen die Bildung kataplasmatischer Gallen; *Urophlyctis Rübsaameni* wohnt in Höhlungen im Innern kataplasmatischer Gallen, die durch die Auflösung der Wände einer großen Anzahl von Zellen entstanden sind.

28. Das Gewebe der kataplasmatischen Gallen setzt sich außer aus Parenchym bei den von *Chrysophlyctis* befallenen Kartoffeln noch aus einzelnen Tracheiden, bei dem von *Urophlyctis* befallenen *Rumex scutatus* aus Speichertracheiden und Sklerenchympartien zusammen.

Diese Arbeit wurde begonnen im Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Akademie Bonn-Poppelsdorf, zu Ende geführt im Botanischen Institut der Universität Bonn. Den Vorstehern dieser beiden Institute, Herrn Geheimrat Strasburger und Herrn Professor Körnicke sei auch an dieser Stelle für manchen guten Rat, den sie mir aus dem reichen Schatz ihrer cytologischen Erfahrung zukommen ließen und für die große Bereitwilligkeit, mit

der sie mir nicht nur die Hilfsmittel der Laboratorien, sondern auch ihre eigenen Bibliotheken zur Verfügung gestellt haben, mein bester Dank ausgesprochen.

Bonn, den 31. Mai 1911.

Literatur-Verzeichnis.

Atkinson, G. F., Some problems in the evolution of the lower fungi. Annales mycologici, 1909, Vol. VII, p. 441.

de Bary, A. und Woronin, M., Beitrag zur Kenntnis der Chytridieen. Berichte über die Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., 1865, Bd. III, Heft II, S. 22.

de Bary, A., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.

Berghs, J., Le noyau et la cinèse chez le spirogyra. La Cellule, 1906, T. XXIII, 1. fasc., p. 55.

Borgert, A. (00), Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha*, H. I. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere, 1900, Bd. XIV, Heft 2. S. 203.

— (09), Dasselbe, II. Teil. Archiv f. Protistenkunde. 1909, Bd. XIV, S. 134.

Bloomfield, I. E. and Schwartz, E. I., Some observations on the Tumours on *Veronica chamaedrys* caused by *Sorosphaera Veronicae*. Annals of Botany, 1910, Vol. XXIV, S. 35.

Dangeard[1]), P. A., Recherches histologiques sur les Champignons. Le Botaniste, 1890/91, 2. sér., p. 63.

Derschau, M. v., (04), Wanderung nucleolarer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., 1904, Bd. XXII, S. 400.

— (07), Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Beih. z. botan. Centralbl., 1907, Bd. XXII, Abt. I, S. 167.

— (10), Zur Frage eines Macronucleus in der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellforsch., 1910, Bd. IV, S. 254.

Doflein, F., Lehrbuch der Protozoenkunde, II. Aufl., Jena 1909.

Faworsky, B., Nouvelle recherche sur le développement et la cytologie du *Plasmodiophora Brassicae* Woron. Mémoires de la société des Naturalistes de Kieff, 1906, T. XX, p. 149 (russisch mit französ. Resumé).

Fischer, A., *Phycomycetes* in Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamenflora, 1892, I. Bd., 4. Abt.

Georgevitch, P., Zur Nucleolusfrage. Beih. z. Botan. Centralblatt, 1907, Bd. XXIII, Abt. I,, S. 45.

Griggs, R. F., (08), On the Cytology of *Synchytrium* III. The role of the Centrosome in the Reconstruction of the Nucleus. The Ohio Naturalist, 1908, Vol. III, S. 277.

— (09 a), Some aspects of amitosis in *Synchytrium*. The Botanical Gazette 1909, Vol. XLVII, p. 127.

— (09 b), A note on amitosis by constriction in *Synchytrium*. The Ohio Naturalist, 1909, Vol. IX, p. 513.

— (09 c), Mitosis in *Synchytrium*. The Botanical Gazette, 1909, Vol. XLVIII, p. 339.

[1]) Diese und andere Arbeiten von Dangeard waren für mich nicht erhältlich. Die Auskunftsstelle der kgl. Bibliothek in Berlin gibt an, daß sich die Zeitschrift „le botaniste" in keiner preußischen Bibliothek befindet.

Guilliermond, A, (05), Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes. Annales mycologici, 1905, Vol. III, p. 343.

— (10), La sexualité chez les champignons. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 1910, 7. sér., T. XLIV. p. 109.

Guttenberg, H. v., (05), Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905.

— (09), Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1909, Bd. XLVI, S. 453.

Harper, R. A., (97), Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, Bd. XXX, S. 249.

— (99), Cell-Division in Sporangia and asci. Annals of Botany, 1899, Vol. XIII, p. 467.

— (05) Sexual reproduction and the organization of the nucleus of certain mildews. Carnegie Institution of Washington, No. 37, 1905.

Hartmann, M., (09), Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909.

— (11) Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena 1911.

Jösting (08), Der Kartoffelkrebs, eine bisher in Deutschland unbekannte Krankheit. Deutsche Landwirtschaftl. Presse, 1908, XXXV. Jahrg., S. 883 u. 923.

— (09), Diesjährige Beobachtungen über den Kartoffelkrebs. Deutsche Landwirtsch. Presse, 1909, XXXVI. Jahrg., S. 725.

Johnson, T., *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb. (Potato wort or Black scab) and other *Chytridiaceae*. The scientific proceedings of the Royal Dublin Society, 1909, Vol. XII, p. 131.

Klebs, G., Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Zeitg 1881.

Körnicke, M., Über Ortsveränderungen von Zellkernen. Sitzungsber. der niederrhein. Gesellschaft, Bonn, 1901.

Kusano, S. (07a), On the cytology of *Synchytrium*. Centralbl. f. Bakteriologie usw., II. Abt., 1909, Bd. XIX, S. 538.

— (07 b), On the nucleus of *Synchytrium Puerariae* Miyabe. The Botanical Magazine, 1907, Vol. XXI, S. 118.

— (08), Studies on a disease of *Pueraria* caused by *Synchytrium Puerariae* (Resumé einer japanischen Arbeit). The Botanical Magazine, 1908, Vol. XXII, p. 1.

— (09), A contribution to the cytology of *Synchytrium* and its Hosts. Bull. of the College of Agriculture Tokyo Imperial University, 1909, Vol. VIII, p. 79.

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903.

Lagerheim, G. (88), Sur un genre nouveau de Chytridiacées. Journal de botanique, 1888, T. II.

— (93), *Rhodochytrium nov. gen.*, eine Übergangsform von den Protococcaceen zu den Chytridiaceen. Bot. Zeitg., 1893, S. 43.

— (98), Mykologische Studien. I. Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pilze, 1.—3. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, 1898, Bd. 24.

Loewenthal, W., Tierversuche mit *Plasmodiophora Brassicae* und *Synchytrium Taraxaci* nebst Beiträgen zur Kenntnis der letzteren. Zeitschr. f. Krebsforsch., Bd. III.

— (04), Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen. Archiv f. Protistenkunde, 1904, Bd. V, S. 221.

Lotsy, I. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, I. Bd.: Algen und Pilze. Jena 1907.

Lüdi, R., Beiträge zur Kenntnis der Chytridiaceen. Hedwigia, 1901, Bd. XL, S. 1.

Magnus, P. (88), Das epidemische Auftreten einer *Urophlyctis*-Art auf *Carum Carvi*. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde, Jahrg. 1888.

— (97) On some species of the genus *Urophlyctis*. Annals of Botany, 1897, Vol. XI, p. 87.

— (01), Über eine neue unterirdische lebende Art der Gattung *Urophlyctis*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1901, Bd. XIX, S. (145).

— (02 a), Kurze Bemerkung über Benennung und Verbreitung der *Urophlyctis bohemica* Bubak. Centralbl. für Bakteriologie usw., II. Abt., 1902, Bd. IX, S. 895.

— (02 b), Über die in knolligen Wurzelauswüchsen der Luzerne lebende *Urophlyctis*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1902, Bd. XX, S. 291.

— (03), Ein von F. W. Oliver nachgewiesener fossiler parasitischer Pilz. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1903, Bd. XXI, S. 249.

Magnus, W., Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* L. In.-Dissertation Bonn 1900.

Maire, R. (04), Sur l'existence des corps gras dans les noyaux végétaux. Comptes rendus de la société de Biologie, 1904, T. LVI, p. 736.

— (05), Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. Annales mycologici, 1905, Vol. III, p. 125.

Maire, R. et Tison, A. (09), La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des Phytomyxinae. Annales mycologici, 1909, Vol. VII, p. 226.

— (10), Sur quelques Plasmodiophoracées. Compt. rend. de l'acad. des sciences 1910.

— (11), Recherches sur quelques Cladochytriacées. Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1911, T. 152, p. 106.

Mano, Th. M., Nucléole et Chromosomes dans le meristème radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. „La Cellule", 1904, T. XXXI, p. 57.

Marchal, Emile, Recherches biologiques sur une Chytridinée parasite du Lin. Bruxelles 1901.

Miehe, H., Über die Wanderungen des Zellkerns. Flora, 1901, Bd. LXXXVIII.

Nawaschin, S., Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora Brassicae* Wor. im Laufe ihres intracellulären Lebens. Flora, 1899, Bd. LXXXVI, S. 404.

Němec, B. (99), Über Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. Flora, 1899, Bd. LXXXVI, S. 214.

— (10 a), Über die Kernteilung bei *Cladophora*. Bulletin international de l'Académie des sciences de Bohême, 1910.

— (10 b), Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin 1910.

Olive, E. W., Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. Annals of Botany, 1908, Vol. XXII, p. 331.

Pavillard, J., État actuel de la protistologie végétale. Progressus rei botanicae, 1910, Bd. III, p. 474.

Percival, J., Potato „wart" disease: the life history and cytology of *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. Centralbl. f. Bakter. usw., 1909, Bd. XXV, p. 439.

Petersen, H. E., Contributions à la connaissance des Phycomycètes marins (*Chytridinae* Fischer). Oversigt over det kgl. danske videnskabernes Selskaps Forhandlinger, 1905, p. 439.

Rosen, F., Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen, I—III. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1892 (I, II), 1895 (III).

Rytz, W., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Synchytrium*. In.-Diss. Bern 1907.

Schilbersky, K., Ein neuer Schorfparasit der Kartoffelknollen. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., 1896, Bd. XIV, S. 36.

Schneider, G., Eine eigenartige neue Kartoffelkrankheit in Deutschland. Deutsche Landwirtschaftl. Presse, 1908, Jahrg. 35, p. 832.

Schroeter, J. (82), Untersuchungen über die Pilzgattung *Physoderma*. Bot. Centralblatt, 1882, Bd. XI, S. 219.

— (97), *Chytridineae* in Engler und Prantl „Die natürlichen Pflanzenfamilien", 1897, Teil I, Abt. 1, S. 64.

Shibata, K., Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVII, S. 643.

Sorauer (Lindau und Reh), Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. II. Berlin 1906.

Stämpfli, R., Untersuchungen über die Deformationen, welche bei einigen Pflanzen durch Uredineen hervorgerufen werden. In.-Diss. Bern 1909.

Stevens, F. L. and A. C. (03), Mitosis in the primary nucleus in *Synchytrium decipiens*. The Botanical Gazette, 1903, Vol. XXXV, p. 405.

Stevens, F. L. (07), Some remarcable nuclear structures in *Synchytrium*. Annales Mycologici, 1907, Vol. V, p. 480.

Stift, A., Über die im Jahre 1909 veröffentlichten bemerkenswerten Arbeiten und Mitteilungen auf dem Gebiete der Zuckerrüben- und Kartoffelkrankheiten. Centralbl. für Bakteriologie usw., II. Abt., 1910, Bd. XXVI, S. 520.

Strasburger, E. (00), Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histologische Beiträge, Heft VI, Jena 1900.

— (02), Das botanische Praktikum, 4. Aufl., Jena 1902.

— (07), Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae, 1907, I, p. 1.

Tischler, G. (01), Über Heteroderagallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., 1901, Bd. XIX, S. (95).

Tischler, G. und Eriksson, I. (04 a), Über das vegetative Leben der Getreiderostpilze, I. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlinger, 1904, Bd. XXXVII.

— (04 b) Kurzer Bericht über die von Eriksson und mir ausgeführten Untersuchungen über das vegetative Leben des Gelbrostes (*Puccinia glumarum* Erikss. et Hern.). Biolog. Centralbl., 1904, Bd. XXIV, S. 417.

Timberlake, H. G., Development and structure of the swarmspores of Hydrodictyon. Transactions of the Wisconsin Academy of sciences, 1902, Vol. XIII, S. 486.

Vuillemin, P., Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progressus rei botanicae, 1908, II, p. 1.

Wager, H., The nucleolus and nuclear divisions in the root apex of *Phaseolus*. Annals of Botany, 1904, Vol. XVIII, p. 31.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, II. Aufl. Leipzig u. Wien 1911.

Zopf, W. (84), Zur Kenntnis der Phycomyceten. I. Zur Morphologie und Biologie der Ancylisteen und Chytridiaceen, zugleich ein Beitrag zur Phytopathologie. Nova Acta der Kais. Leop.-Carol.-Akad. d. Naturforsch., 1884, Bd. XLVII, S. 143.

— (87), Über einige niedere Algenpilze (Phycomyceten) und eine neue Methode, ihre Keime aus dem Wasser zu isolieren. Halle 1887.

Zacharias, E., Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progressus rei botanicae, 1909, III, p. 67.

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat an einem Zeißschen Mikroskop entworfen. Die Vergrößerungen werden bei jeder Figur angeführt. Zuerst das Objektiv (AA, DD apochromatische Immersion 1,5 mm Brennweite, Apertur 1,30). Dann das Ocular (Huygensche Oculare 2, 4, Compensationsoculare 6, 12, 18). Wo nichts anderes angegeben ist, sind die betreffenden Präparate mit Eisenalaun-Hämotoxylin gefärbt.

Synchytrium Taraxaci (Taf. I, II).

Tafel I:

Fig 1 A und B. Einkernige Spore in der Wirtszelle. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte. Ap. Imm. 6.

Fig. 2. Kern derselben Wirtszelle. Ap. Imm. 12.

Fig. 3—5. Einkernige Sporen, den Austritt des Chromatins aus dem Nucleolus in die Kernhöhle und von da ins Cytoplasma zeigend. Ap. Imm. 12.

Eig. 6. Zwei Kerne aus einer älteren Spore, die in ihrem Cytoplasma Chromidien aufweist. Ap. Imm. 12.

Fig. 7. Ein Kern aus derselben Spore, der ein Chromidium abgibt. Ap. Imm. 18.

Fig. 8. Vielkerniges Stadium mit einem sehr großen und vielen kleinen Nuclei. 4 DD.

Fig. 9. Der große Nucleus derselben Spore. Ap. Imm. 12.

Fig. 10. Verschieden große Kerne aus einer anderen Spore. Ap. Imm. 12.

Fig. 11. Ruhende Kerne im zerklüfteten Sorus. Ap. Imm. 18.

Tafel II:

Fig. 12—29. Kernteilungen im unzerklüfteten Sorus.

Fig. 12, 13. Beginn der Prophase, Fig. 12 Ap. Imm. 12, Fig. 13 Ap. Imm. 18.

Fig. 14—20. Spätere Prophasen. Ap. Imm. 18.

Fig. 21—24. Metaphasen. Ap. Imm. 18.

Fig. 25. Metaphasen aus einem älteren Sorus. Ap. Imm. 18.

Fig. 26, 27. Anaphasen. Fig. 26 Ap. Imm. 18, Fig. 27 Ap. Imm. 12.

Fig. 28, 29. Telophasen. Fig. 28 Ap. Imm. 12, Fig. 29 Ap. Imm. 18.

Fig. 30. Beginn der Zerklüftung. Ap. Imm. 12, 36.

Fig. 31—43. Kernteilungen in den Sporangien des zerklüfteten Sorus.

Fig. 31—35. Prophasen. Fig. 31, 33 Ap. Imm. 12, Fig. 32, 34, 35 Ap. Imm. 18.

Fig. 36, 37. Metaphasen. Ap. Imm. 18.

Fig. 38—41. Anaphasen. Fig. 38, 40 Ap. Imm. 12, Fig. 39, 41 Ap. Imm. 18.

Fig. 42. Neu gebildete Kerne, im Cytoplasma Reste der Spindel. Ap. Imm. 12.

Fig. 43. Bildung der Zoosporen. Ap. Imm. 18.

Chrysophlyctis endobiotica (Taf. III, IV).

Tafel III:

Fig. 44, 45, 47. Junge Infektionsstadien, bei Fig. 44 zeigen die Sporen noch keine Membran. Ap. Imm. 12.

Fig. 46. Einzelne junge Sporen mit amöboiden Umrissen. Färbung nach Pianese. Ap. Imm. 12.

Fig. 48. Etwas ältere Spore. Ap. Imm. 12.

Fig. 49, 50. Eine jüngere (49) und eine ältere Spore aus einem mit Flemmingschem Gemisch fixierten, ungebleichten Präparat. Ap. Imm. 12.

Fig. 51, 52. Kernteilungen der von *Chrysophlyctis* befallenen Wirtszellen. Ap. Imm. 12.

Fig. 53. Dauersporangien mit noch intaktem Primärkern. Ap. Imm. 12.

Tafel IV.

Fig. 54. Chromidienabgabe aus dem Primärkern. Ap. Imm. 18.

Fig. 55. Fertig ausgebildetes Dauersporangium. Ap. Imm. 12.

Fig. 56, 57. Geschrumpfte Kerne aus Dauersporangien. Ap. Imm. 18.

Fig. 58. Dauersporangium aus einem mit Phloroglucin-Salzsäure behandelten Präparat. DD 4.

Fig. 59. Zoosporen. Ap. Imm. 18.

Fig. 60. Zoosporen aus einem mit Flemmingschem Gemisch fixierten ungebleichten Präparat. Ap. Imm. 18.

Fig. 61. Sporangium mit drei großen und vielen kleinen Kernen. DD 12.

Fig. 62 a und b. Zwei große, aus demselben Sporangium stammende Kerne. Ap. Imm. 12.

Fig. 63. Mehrkerniges, mit verschieden großen Kernen versehenes Sporangium. DD. 12.

Fig. 64. Mehrkerniges, mit gleich großen Kernen versehenes Sporangium Ap. Imm. 12.

Fig. 65. Sporangiensorus. Ap. Imm. 12.

Urophlyctis Rübsaameni (Taf. V).

Tafel V.

Fig. 66, 67. Herauspräparierte Zellen mit Mycel, scheinbare Copulationen zeigend, ungefärbt. 4 DD.

Fig. 68. Keimendes Dauersporangium. 4 DD.

Fig. 69. Zoospore mit Osmiumdämpfen behandelt. 12 DD.

Fig. 70. Übersicht über eine Höhlung aus dem Innern einer Galle. Mycel, junge Sporen, fertig ausgebildete Sporangien und angeschwollene Kerne der Wirtszellen zeigend. 2 AA.

Fig. 71. Frisch infizierte Zellen mit verdickten Wänden, im Innern ein Hyphengeflecht aufweisend.

Fig. 72. Einkernige Sporen. Ap. Imm. 12.

Fig. 73—76. Ältere Sporen. Ap. Imm. 12.

Fig. 77. Ältere Sporen mit paarweise genäherten Kernen. Ap. Imm. 12.

Fig. 78—80. Heteroschizis. Ap. Imm. 12.

Fig. 81. Zwei ältere Sporen, zwischen denen der Kern der Wirtszelle eingeklemmt wird. In der unteren Spore Kernknospung. Ap. Imm. 12.

Fig. 82. Degenerierende Spore. Ap. Imm. 12.

Fig. 83, 84. Kernknospung, bei Fig. 84 Beginn der Zoosporenbildung. Ap. Imm. 12.

Fig. 85. Heteroschizis, im Cytoplasma zahlreiche Chromidien. Ap. Imm. 12.

Fig. 86. Zoosporenbildung. Ap. Imm. 12.

Fig. 87. Älteres Sporangium mit Fetttropfen. Ap. Imm. 12.

Fig. 88. Jüngere Spore mit anhaftender entleerter „Sammelzelle“. Ap. Imm. 12.

Fig. 89. Normaler Zellkern von *Rumex scutatus*. Ap. Imm. 12.

Fig. 90. Unter dem Einfluß des Parasiten veränderter, von Hyphen umgebener Kern von *Rumex scutatus*. Ap. Imm. 12.

Über die Einwirkung der Gärungsprodukte und der Phosphate auf die Pflanzenatmung.

Von

S. Kostytschew und A. Scheloumow.

Einleitung.

Die Erforschung des Zusammenhanges der Sauerstoffatmung der Pflanzen mit der Alkoholgärung ist von großer Bedeutung für die Pflanzenchemie, da die Lösung dieses Problems mit der Aufklärung des Mechanismus des Atmungsprozesses zusammenhängt. Diese wichtige Frage hat sich zurzeit etwas verwickelt durch den Befund, daß sowohl die Sauerstoffatmung, als die Alkoholgärung, den neueren Ergebnissen zufolge, von den Phosphaten abhängen. Im Interesse einer planmäßigen weiteren Bearbeitung dieses Gegenstandes erscheint es nunmehr als notwendig, eine Zusammenfassung der bisher bekannt gewordenen einschlägigen Tatsachen zu geben, das experimentell Begründete von dem Hypothetischen zu trennen und die Wahrscheinlichkeit des letzteren zu beurteilen.

Wie bekannt, bilden Kohlenhydrate das hauptsächlichste Material für die Pflanzenatmung. Bereits Pfeffer[1]) und alsdann Wortmann[2]) hielten jedoch eine direkte Oxydation der Zuckerarten für nicht möglich und setzten voraus, daß die primäre Phase der Atmung nichts anderes ist, als eine Spaltung der Zuckermoleküle, die auch bei Sauerstoffabschluß fortdauert. Späterhin ergab es sich, daß diese primäre Zuckerspaltung bei den meisten Pflanzen mit der Alkoholgärung identisch ist[3]). Die Alkoholgärung der

1) W. Pfeffer, Landwirtschaftliche Jahrbücher, 1878, Bd. 7, S. 805.

2) Wortmann, Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, 1880, Bd. 2, S. 500.

3) Godlewski und Polzeniusz, Bulletin de l'Académie des sciences de Cracovie, 1897, S. 267 und 1901, S. 227; Godlewski, ebenda, 1904, S. 115; Nabokich, Botanische Berichte, 1903, Bd. 21, S. 398; Kostytschew, ebenda, 1907, Bd. 25, S. 44.

Samenpflanzen wird in gleicher Weise wie die Alkoholgärung der Hefepilze durch Zymase hervorgerufen[1]) und erlischt also nicht immer nach der Abtötung der Pflanzen. Die neueren Untersuchungen haben dargetan, daß Zymase in abgetöteten Pflanzen nicht nur bei Sauerstoffabschluß, sondern auch bei vollkommenem Sauerstoffzutritt wirksam bleibt[2]). Beachtenswert ist auch der Umstand, daß die verschiedenen unter ganz normalen Aerationsverhältnissen vegetierenden Samenpflanzen nach Abtötung zymasehaltige Präparate liefern[3]).

In Anbetracht dieser Tatsachen hätte man erwarten können, daß in lebenden Pflanzen fortwährend Äthylalkohol aus Zucker entsteht. Um so merkwürdiger erscheint es demnach, daß in normal vegetierenden Samenpflanzen keine oder nur minimale Alkoholmengen aufgefunden waren. Ein schönes Beispiel hierfür geben Erbsensamen. Durch niedere Temperatur getötete Samen bilden sowohl bei Sauerstoffzutritt, als bei Sauerstoffabschluß bedeutende Mengen von Äthylalkohol[4]). Lebende Samen bilden den Alkohol nur bei Sauerstoffmangel[5]); die Alkoholproduktion der lebenden Samen wird also durch molekularen Sauerstoff vollständig unterdrückt. Wie ist dieser Befund zu erklären? Es ist wohl zu beachten, daß die meisten Samenpflanzen fortwährend bei tadelloser Aeration leben; infolgedessen ist die Annahme, daß ein allgemein verbreitetes, aber nur für anaerobe Lebensverhältnisse notwendiges Ferment bei Luftzutritt als Reserveferment vorgebildet wird und also in den meisten Pflanzen überhaupt nicht zur Wirkung kommt, unbedingt abzuweisen; eine derartige Voraussetzung widerspricht allen unseren Vorstellungen über die Bildung und Bedeutung der Fermente. Die einzig mögliche Deutung der Vorgänge ist also die folgende: die Produkte der Zymasegärung werden bei den Oxydationsvorgängen verbraucht. Diese Anschauung stimmt mit den Resultaten der Untersuchungen über oxydierende Fermente gut

---

1) Stoklasa und Çerny, Chemische Berichte, 1903, Bd. 36, S. 622; Stoklasa, V. Intern. Kongreß für angew. Chemie, 3. Juni 1903; Pflügers Archiv f. Physiologie, 1904, Bd. 101, S. 311; Stoklasa, Jelinek und Vitek, Hofmeist. Beiträge, 1903, Bd. 3, S. 460.

2) Palladin und Kostytschew, Zeitschrift für physiologische Chemie, 1906, Bd. 48, S. 214.

3) Palladin und Kostytschew, a. a. O.; Stoklasa, Ernest u. Chocenský, Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1907, Bd. 50, S. 303.

4) Palladin und Kostytschew, a. a. O.

5) Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 174.

überein. Die Entdeckung der Oxydasen in Pflanzen hatte ein so großes Aufsehen seitens der Physiologen gewiß nur darum erregt, weil man den Oxydasen eine wichtige Rolle am Atmungsprozesse, dem bedeutungsvollsten Lebensvorgange zumutete. Weitere Untersuchungen ergaben jedoch, daß Oxydasen nicht imstande sind, Zucker direkt anzugreifen[1]). Die meisten aus Pflanzen isolierten oxydierenden Agentien können selbst unbeständige Phenolderivate nicht zu den Endprodukten der Atmung oxydieren[2]). Die Annahme, daß Oxydasen am Atmungsprozesse beteiligt sind, können wir also nur unter folgender Voraussetzung akzeptieren: eine primäre Spaltung der Zuckermoleküle führt zur Bildung der labilen leicht oxydierbaren Verbindungen; letztere werden alsdann durch Eingreifen der oxydierenden Fermente zu den Endprodukten der Atmung verbrannt.

Vor einiger Zeit hat einer von uns tatsächlich gefunden, daß die aus Weizenkeimen dargestellte Peroxydase eine stark oxydierende Wirkung hat auf Zuckerlösungen, welche während einiger Zeit durch zymasereiche Dauerhefe behandelt worden waren. Die Oxydation schritt bis zur ausgiebigen CO_2-Bildung fort. Dieselben Peroxydasepräparate übten jedoch unter denselben Bedingungen keine Wirkung auf unvergorenen Traubenzucker aus[3]). Diese Resultate zeigen, daß oxydierende Pflanzenfermente imstande sind, eine totale (zur CO_2-Bildung schreitende) Oxydation der Pflanzenstoffe zu bewirken. Sehr beachtenswert ist der Umstand, daß namentlich Stoffe, welche in zymasereichen Objekten enthalten bezw. gebildet sind, durch Peroxydase zu CO_2 oxydiert werden können.

Nun fragt es sich, welche Produkte der Zymasewirkung bei der Sauerstoffatmung verbrannt werden? Nach eigenen Versuchen[4]) findet gar keine Oxydation des Äthylalkohols in Weizensamen und Weizenkeimen statt; die Atmung der genannten Objekte erfolgt

1) Portier, Les oxydases dans la série animale, 1897.

2) Bertrand, Comptes rendus, 1896, Bd. 122, S. 1132.

3) Kostytschew, Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1910, Bd. 67, S. 116. In dieser Mitteilung sind die wichtigsten Literaturangaben über den Mechanismus der physiologischen Oxydationsvorgänge zusammengestellt.

4) Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 181. Auch mit anderen Objekten wurden übereinstimmende Resultate von Wehmer (Centralbl. f. Bakt., Abt. II, 1905, Bd. 14, S. 556) und Maze et Perrier (Annales de l'Inst. Pasteur, 1904, Bd. 18, S. 740) erzielt.

aber auf Kosten von Traubenzucker; es ist also einleuchtend, daß Äthylalkohol kein Zwischenprodukt der Zuckerveratmung darstellt. Auch in Erbsensamen ist höchstens eine unvollkommene Oxydation des Alkohols anzunehmen[1]).

Überblicken wir die Gesamtheit der eben besprochenen experimentell begründeten Tatsachen, so ergibt sich folgendes:

1. Die Alkoholgärung der Samenpflanzen wird durch Zymase hervorgerufen. In getöteten Pflanzen wird sowohl bei Sauerstoffabschluß als bei Sauerstoffzutritt Äthylalkohol gebildet. Die Tätigkeit der Zymase ist also an und für sich vom Luftsauerstoff unabhängig.

2. In lebenden Pflanzen findet Alkoholbildung nur bei Sauerstoffmangel statt.

3. Zymase begleitende Stoffe können durch Peroxydase zu den Endprodukten der Sauerstoffatmung oxydiert werden. Traubenzucker wird bei derselben Behandlung zu CO_2 nicht oxydiert.

4. Äthylalkohol wird durch die bisher untersuchten Pflanzen zu den Endprodukten der Atmung nicht oxydiert.

Wir sehen also, daß, obwohl eine Oxydation des Alkohols ausbleibt, letzterer dennoch in zymasehaltigen Samenpflanzen bei Sauerstoffzutritt nicht zu finden ist; es ist hiernach die Voraussetzung sehr plausibel, daß intermediäre Gärungsprodukte bei der Sauerstoffatmung zu CO_2 und H_2O verbrannt werden, bevor noch Alkoholbildung aus Zucker erfolgt. Diese Ansicht liefert eine befriedigende Aufklärung der gesamten oben zusammengestellten Tatsachen und ist auch von vornherein sehr wahrscheinlich: nach der bekannten Ostwaldschen Regel sind primäre Produkte der komplizierten Reaktionen immer die am leichtesten entstehenden, also labilen, Verbindungen; solche Stoffe sind oft leicht oxydierbar. Äthylalkohol wird dagegen schwerer oxydiert als Zuckerarten; eine bis zur Bildung von Endprodukten fortschreitende Zymasegärung sollte also die Zuckeroxydation nicht befördern, sondern vielmehr beeinträchtigen.

Diese von einem von uns[2]) ausführlich dargelegte Hypothese kann zurzeit noch nicht endgültig bewiesen werden. Da der Mechanismus der Alkoholgärung nicht aufgeklärt ist, so sind wir nicht

---

1) Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 178.

2) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 187 und 1909, Bd. 23, S. 137; Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1910, Bd. 67, S. 116.

imstande, die intermediären Gärungsprodukte zu isolieren und die Verarbeitung dieser Stoffe bei der Sauerstoffatmung zu untersuchen; nur diese und keine andere Methode könnte aber einen exakten Nachweis obiger Hypothese liefern.

Die Wichtigkeit der Frage nach dem Mechanismus der Zuckerveratmung hat einen von uns[1]) bewogen, die Anteilnahme intermediärer Gärungsprodukte am Atmungsprozesse vorläufig durch indirekte Versuche zu prüfen. Diese Untersuchung ergab, daß fermentativ vergorene Zuckerlösungen eine stark stimulierende Wirkung ausüben auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime bei Sauerstoffzutritt. Der Aufschwung der CO_2-Abscheidung war in diesem Falle bedeutend größer, als bei Anwendung von nicht vergorenen Zuckerlösungen, welche die Atmung der Weizenkeime ebenfalls befördern. Nach den Angaben von A. Lebedew[2]) sind aber in fermentativ vergorenen Zuckerlösungen intermediäre Gärungsprodukte enthalten, da der Zuckerverbrauch bei Abwesenheit von lebenden Hefezellen schneller erfolgt, als die CO_2-Produktion; dies beweist also, daß ein Teil der Zuckermoleküle nicht zu den Endprodukten der alkoholischen Gärung zerspalten wird. Bereits früher hat E. Buchner[3]) gefunden, daß bei der zellfreien Zymasegärung die Summe der Mengen von CO_2 und Alkohol immer bedeutend geringer ist als die Menge des verschwundenen Zuckers. Dieses Resultat ist durchaus begreiflich: nach der Abtötung der Hefezellen wird die regulierende Tätigkeit des Protoplasmas aufgehoben und die Korrelation der Leistungen einzelner Fermente gestört; infolgedessen verläuft der Gärungsvorgang nicht so glatt wie in lebenden Zellen. Das Auftreten intermediärer Produkte der komplizierten biochemischen Reaktionen nach dem Abtöten des lebenden Plasmas ist von großer Wichtigkeit für die Erforschung des Chemismus derjenigen vitalen Vorgänge, welche vom Standpunkte der modernen Chemie aus noch ziemlich rätselhaft erscheinen.

Nachdem der Befund gemacht worden war, daß fermentativ vergorene Zuckerlösungen die Sauerstoffatmung der Weizenkeime stark stimulieren, tauchte die Frage auf, ob der Aufschwung der CO_2-Produktion wirklich auf Oxydationsvorgänge zurückzuführen ist. Es ist wohl zu beachten, daß eine Steigerung der CO_2-Pro-

1) Vgl. Anm. 2 auf S. 160.

2) A. Lebedew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 10, S. 454.

3) E. Buchner, H. Buchner und M. Hahn, Die Zymasegärung, 1903, S. 210.

duktion der Weizenkeime durch intermediäre Gärungsprodukte auch bei Sauerstoffabschluß bestimmt zu erwarten wäre, und zwar wegen totaler Vergärung der labilen Gärungsprodukte durch die Zymase der Weizenkeime unter Bildung von Äthylalkohol und Kohlendioxyd. Dieser Vorgang hat selbstverständlich mit meiner Hypothese nichts zu tun. Direkte Alkoholbestimmungen ergaben jedoch[1]), daß der durch vergorene Zuckerlösungen verursachte Aufschwung der CO_2-Produktion der Weizenkeime bei normalen Aerationsverhältnissen von einer Alkoholbildung nicht begleitet wird; hieraus ist ersichtlich, daß auch der Überschuß von gebildetem Kohlendioxyd nicht auf anaeroben Vorgang der Alkoholgärung zurückzuführen ist, sondern von den Oxydationskonzentrationen herrührt.

Die in den soeben erwähnten Versuchen verwendeten vergorenen Zuckerlösungen enthielten meistens etwa 3 % Na_2HPO_4, waren aber vor dem Gebrauche neutral gemacht. Der Zusatz von Natriumphosphat erfolgte auf Grund der bekannten Tatsache, daß die Alkoholgärung durch Phosphate bedeutend stimuliert wird. Nach den Angaben von Wroblewski[2]), Harden und Young[3]) und Buchner und Antoni[4]) haben anorganische Phosphate eine stark befördernde Wirkung auf fermentative Alkoholgärung. Buchner und Antoni setzten voraus, daß Phosphate ein Koferment für Zymase bilden. Weitere ausführliche Untersuchungen von Harden und Young[5]) haben dargetan, daß Phosphate und Zuckerarten in eine esterartige Verbindung treten und daß namentlich diese Verbindung als ein Koferment der Zymase anzusehen ist. L. Iwanoff[6]) hat die Bildung der organischen phosphorhaltigen Substanz bei der fermentativen Gärung bestätigt; dieser Forscher behauptet aber, daß die genannte Verbindung eine Triosephosphorsäure und somit ein intermediäres Gärungsprodukt vorstellt. Die Analysen von

---

1) Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1909, Bd. 23, S. 137.

2) Wroblewski, Journal f. prakt. Chemie, 1901, Bd. 64, S. 1.

3) Harden and Young, Proceed. of the physiol. soc. Nov. 1904; Proceed. of the Royal soc., 1906, Bd. 77, S. 405.

4) Buchner und Antoni, Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1905, Bd. 46, S. 136.

5) Harden and Young, Proceed. of the Royal Soc., 1906, Bd. 77, S. 405; 1906, Bd. 78, S. 369; 1908, Bd. 80, S. 299; 1909, Bd. 81, S. 336; Centralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, 1910, Bd. 26, S. 178.

6) L. Iwanoff, Zeitschr. f. physiol. Chem., 1907, Bd. 50, S. 281; Centralbl. f. Bakt., Abt. II, 1909, Bd. 24, S. 1.

Young[1]) und A. Lebedew[2]) beweisen jedoch, daß die fragliche Substanz als eine Hexosephosphorsäure anzusehen ist. Die neuesten Mitteilungen von Harden und Young[3]) und namentlich von Young[4]) sind als ausschlaggebend zu betrachten. Nach den trefflichen Untersuchungen der englischen Forscher handelt es sich um eine Verbindung von Hexose mit zwei Phosphorsäureresten von der Formel $C_6H_{10}O_4(PH_2O_4)_2$, Glukose, Fruktose und Mannose bilden eine und dieselbe Hexosephosphorsäure, welche bei der Hydrolyse immer nur Fruktose und Phosphorsäure liefert.

Es ist also ersichtlich, daß Phosphate den Vorgang der Alkoholgärung stark befördern, und es wäre hiernach die Annahme nicht unwahrscheinlich, daß der mit der Alkoholgärung zusammenhängende Atmungsprozeß durch Phosphate ebenfalls stimuliert werden könnte. Dieser Gedanke veranlaßte mich zu prüfen, ob nicht namentlich Phosphate den wirksamen Bestandteil der vergorenen Lösungen ausmachten, welche in meinen Versuchen die Sauerstoffatmung so stark stimulierten[5]). Eine direkte Untersuchung der Einwirkung der Phosphate auf die Sauerstoffatmung der Weizenkeime ergab jedoch negatives Resultat[6]): weder anorganische Phosphate, noch die nach den Angaben von L. Iwanoff[7]) aus vergorenen Zuckerlösungen isolierte Hexosephosphorsäure übten dieselbe Wirkung aus, wie total verwendete vergorene Zuckerlösungen. Anorganische Phosphate haben den Atmungsprozeß überhaupt nicht stimuliert; die Einwirkung der Hexosephosphorsäure war ziemlich schwach und konnte einfach auf die Einwirkung der Kohlenhydratgruppe der esterartigen Verbindung zurückgeführt werden: freie Glukose bewirkte ebenfalls eine Steigerung der CO_2-Produktion der Weizenkeime; die befördernde Wirkung der vergorenen Lösungen war aber bedeutend stärker als diejenige von Glukose oder von Hexosephosphorsäure.

Späterhin wurde die Frage nach der Einwirkung der Phosphate

1) Young, Proceed. of the Chem. Soc., 1907, Bd. 23, S. 65; Proc. Royal Soc., 1909, Bd. 81, S. 528.

2) A. Lebedew, Biochem. Zeitschr., 1909, Bd. 20, S. 114, 1910, Bd. 28, S. 213.

3) Harden und Young, Biochem. Zeitschr., 1911, Bd. 32, S. 173.

4) Young, Biochem. Zeitschr., 1911, Bd. 32, S. 177.

5) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 187.

6) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 190.

7) L. Iwanoff, Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1906, Bd. 50, S. 281.

auf die Sauerstoffatmung der Pflanzen von N. Iwanoff[1]), L. Iwanoff[2]) und Zaleski und Reinhard[3]) in Angriff genommen. Die genannten Forscher haben gefunden, daß Phosphate die Atmung von Weizenkeimen und anderen abgetöteten Pflanzen stimulieren. Diese Resultate widersprechen im allgemeinen den Ergebnissen meiner früher publizierten Untersuchung[4]). Die Aufklärung dieses Widerspruchs bildet eine der Aufgaben der vorliegenden Mitteilung.

N. Iwanoff hat dargetan, daß nur alkalisch reagierendes Dinatriumphosphat eine Steigerung der CO_2-Abscheidung der Weizenkeime bewirkt, während sauer reagierendes Monokaliumphosphat inaktiv bleibt, oder gar eine Hemmung der CO_2-Produktion hervorruft. Zaleski und Reinhard haben ganz analoge Resultate zu verzeichnen. L. Iwanoff will durch verdünnte (0,4-proz.) Lösungen von NaH_2PO_4 und KH_2PO_4 eine Steigerung der CO_2-Produktion der Weizenkeime bewirken können Was nun die Erklärung der Wirkungsweise der Phosphate auf die Atmung der Samenpflanzen anbelangt, so sind die oben zitierten Autoren darüber miteinander nicht einverstanden. Zaleski und Reinhard haben gefunden, daß die Steigerung der CO_2-Produktion bei Sauerstoffzutritt beträchtlicher ist als bei Sauerstoffabschluß, und ziehen hieraus den Schluß, daß Phosphate sowohl die anaerobe Atmung, d. h. die Alkoholgärung, als auch die Oxydationsvorgänge der Weizenkeime befördern. N. Iwanoff und L. Iwanoff behaupten dagegen, daß anorganische Phosphate nur die anaerobe CO_2-Ausscheidung von Weizenkeimen und anderen Pflanzen stimulieren. Diese Schlußfolgerung stützt sich nur auf die Tatsache, daß eine Steigerung der CO_2-Produktion durch Phosphate sowohl bei Sauerstoffzutritt, als bei Sauerstoffabschluß eintritt. Es ist dies aber keine reelle Begründung! Sekundäre Phosphate können angeblich verschiedenartige Fermente stimulieren. Die Beförderung der Zymaseleistung durch Phosphate ist festgestellt; die Steigerung der anaeroben CO_2-Produktion der Weizenkeime ist also leicht begreiflich. Nach den ausführlichen Untersuchungen von J. Wolff[5]) werden aber sowohl fermentative als nicht fermentative Oxydationsreaktionen durch se-

---

1) N. Iwanoff, Bulletin de l'Académie des sciences de St. Petersbourg, 1910, S. 303.

2) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 25, S. 171.

3) Zaleski und Reinhard, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 27, S. 450.

4) Kostytschew, a. a. O.

5) J. Wolff, Contribution à la connaissance de divers phénomènes oxydasiques naturels et artificiels, Laval, 1910.

kundäre Phosphate ebenfalls stark befördert; diese Stimulation der Oxydationsvorgänge kann in Weizenkeimen selbstverständlich nur bei Sauerstoffzutritt stattfinden. Wäre nur die anaerobe CO_2-Abspaltung durch Phosphate beschleunigt, so sollten sowohl bei Sauerstoffzutritt, als bei Sauerstoffabschluß gleiche Mengen des überschüssigen Kohlendioxyds gebildet werden, wie es Zaleski und Reinhard mit Recht betonen. Die genannten Forscher weisen darauf hin, daß noch andere Fermente, und zwar namentlich Katalase und Reduktase durch sekundäre Phosphate beträchtlich stimuliert werden[1]).

L. Iwanoff will außerdem aus seinen Versuchen den Schluß ziehen, daß die Steigerung der CO_2-Produktion, welche einer von uns[2]) an Weizenkeimen unter dem Einfluß vergorener Lösungen beobachtete, nicht durch Gärungsprodukte, sondern durch Phosphate bewirkt worden war und auf eine Stimulation der anaeroben Atmung der Weizenkeime bei gutem Sauerstoffzutritt zurückzuführen ist.

Im experimentellen Teil der vorliegenden Mitteilung wird dargetan werden, daß der Einfluß vergorener Zuckerlösungen schlechterdings nicht von den Phosphaten abhängt; wir wollen also einstweilen auf diesen Punkt nicht näher eingehen. Was nun die Schlußfolgerung L. Iwanoffs anbelangt, daß vergorene Zuckerlösungen und Phosphate nur die anaerobe CO_2-Produktion, d. h. die alkoholische Gärung der Weizenkeime stimulieren, so haben wir bereits darauf hingewiesen, daß diese Voraussetzung nicht begründet ist. L. Iwanoff kennt allerdings die einschlägigen Untersuchungen von J. Wolff[3]) gar nicht, da er die genannte Arbeit nicht einmal erwähnt. Ich[4]) habe außerdem schon früher darauf aufmerksam gemacht, daß die Annahme L. Iwanoffs meinen Resultaten direkt widerspricht: ich hatte gefunden[5]), daß die durch vergorene Zuckerlösungen gesteigerte CO_2-Produktion ohne Alkoholbildung stattfindet und folglich nicht als eine Steigerung der alkoholischen Gärung anzusehen ist. In seiner zweiten Mitteilung polemischen Inhaltes beantwortet L. Iwanoff diesen Einwand auf folgende Weise:

---

1) Zaleski und Reinhard, a. a. O., S. 472.

2) S. Kostytschew, Biochemische Zeitschrift, 1908, Bd. 15, S. 188; 1909, Bd. 23, S. 137.

3) J. Wolff, a. a. O.

4) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 27, S. 326.

5) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1909, Bd. 23, S. 140.

. . . „Weiter bemerke ich in meiner Arbeit, daß diese Stimulatoren namentlich die Ausscheidung der anaeroben CO_2 beschleunigen und auf die Sauerstoffabsorption der Weizenkeime keine große Wirkung auszuüben scheinen. Dagegen ist die Frage, ob die anaerobe Spaltung von einer Alkoholbildung begleitet wird, von mir gar nicht berührt worden“ [1]).

Diese Antwort ist überraschend: in seiner ersten Publikation, auf die er sich beruft, schreibt L. Iwanoff wörtlich folgendes [2]):

„. . . . Diese Tatsache in Verbindung mit dem Charakter der Phosphatwirkung zeigt uns deutlich, daß wir es hier mit der Zunahme der von der alkoholischen Gärung entstammenden CO_2 zu tun haben“, und fährt weiter fort: „Dieses Resultat erklärt vielleicht jene Steigerung der CO_2-Ausscheidung, die Kostytschew bei Weizenkeimen unter dem Einfluß durch Zymin vergorener Zuckerlösungen beobachtet hatte“ . . . usw.

Es muß außerdem in Betracht gezogen werden, daß die anaerobe Atmung der Weizenkeime mit der Alkoholgärung identisch ist [3]). Wenn also L. Iwanoff in seiner letzten Mitteilung [1]) das Wort „Alkoholgärung“ absichtlich vermeidet, so ändert dies gar nicht den Sinn seiner Auseinandersetzungen.

Im experimentellen Teil seiner Arbeit [1]) bezeichnet L. Iwanoff nur diejenige CO_2-Menge als aerob, welche der Menge des gleichzeitig aufgenommenen Sauerstoffs äquimolekular ist. Den etwa vorhandenen Überschuß von Kohlendioxyd führt er ohne weiteres auf anaerobe Vorgänge zurück. Diese Annahme ist vollkommen willkürlich. Das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bei der Sauerstoffatmung schwankt in weiten Grenzen unter dem Einfluß verschiedener äußerer Verhältnisse [5]) und der chemischen Natur des zu oxydierenden Materials [6]). So ist z. B. $\frac{CO_2}{O_2}$ bei der totalen Oxydation des Äthylalkohols theoretisch gleich 0,67, bei der Oxydation der Oxalsäure aber gleich 4,0. Für die Beurteilung der Frage, ob

1) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 29, S. 347.

2) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 25, S. 179.

3) Palladin u. Kostytschew, Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1906, Bd. 48, S. 230.

4) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 25, S. 176.

5) Puriewitsch, Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 35, S. 573; Annal. des sciences natur. botanique, 1905, sér. 9, Vol. 1, p. 1.

6) Diakonow, Botan. Berichte, 1887, Bd. 5, S. 115; Puriewitsch, Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 35, S. 573.

das gebildete Kohlendioxyd aeroben oder anaeroben Vorgängen entstammt, liefert die Größe von $\frac{CO_2}{O_2}$ keine zuverlässigen Anweisungen. Infolgedessen ist auch die Manometermethode von L. Iwanoff für die Bestimmung des bei der Sauerstoffatmung produzierten Kohlendioxyds wenig geeignet. Das Manometer zeigt nur den gesamten Gasdruck im Versuchskolben, während die etwa stattgefundenen Änderungen der Partialdrucke von CO_2 und O_2 unbekannt bleiben. Es kann also z. B. ein Sinken der Sauerstoffaufnahme mit der Steigung der CO_2-Ausscheidung verwechselt werden. Außerdem sollte die Manometermethode überhaupt nur bei Konstantbleiben der Temperatur Anwendung finden.

Es ist übrigens wohl möglich, daß in den Versuchen von L. Iwanoff eine Alkoholbildung stattgefunden hatte; diese Versuche wurden nämlich bei einer nicht tadellosen Aeration ausgeführt, da die Keime mit einer zwei- bis dreifachen Menge von verschiedenen Flüssigkeiten in die Versuchskolben gebracht wurden und auf dem Boden lagen. Der Verfasser meint zwar, daß bei einer derartigen Versuchsanstellung die Aeration eine ausreichende war, „besonders in den Luftstromversuchen“ [1]), doch muß ich darauf hinweisen, daß namentlich in den „Manometerversuchen“ ein Sauerstoffmangel eintreten könnte. Palladin [2]) zeigte, daß Bohnenblätter unter analogen Verhältnissen an Sauerstoffmangel leiden, was durch eine beträchtliche Erhöhung von $\frac{CO_2}{O_2}$ sich offenbart. In den Versuchen von L. Iwanoff war aber das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ ebenfalls sehr groß, wie es der Verfasser selbst hervorhebt [3]).

Durch diese kritischen Auseinandersetzungen will ich folgendes zeigen: die Annahme, daß Phosphate oder vergorene Zuckerlösungen bei vollkommenem Sauerstoffzutritt nur die anaerobe CO_2-Produktion befördern, ist nicht bewiesen und nicht einmal wahrscheinlich. Zuletzt sei noch erwähnt, daß bei Besprechung meiner Versuche über die Oxydation der in vergorenen Zuckerlösungen vorhandenen Stoffe durch Peroxydase L. Iwanoffs Standpunkt sich plötzlich ändert [1]). L. Iwanoff bezweifelt nicht mehr die Tatsache,

---

1) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 29, S. 348.
2) Palladin, Botan. Berichte, 1902, Bd. 20, S. 227.
3) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 25, S. 176.
4) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 29, S. 348.

daß in fermentativ vergorenen Zuckerlösungen leicht oxydierbare Stoffe vorhanden sind; es können aber, seiner Meinung nach, Nebenprodukte der Gärung oder ähnliche Stoffe, nur nicht die intermediären Gärungsprodukte sein. Diese Reserve lasse ich mir wohl gefallen; ich will nur hervorheben, daß L. Iwanoff die Wahrscheinlichkeit der Anteilnahme fermentativ vergorener Zuckerlösungen an den Oxydationsvorgängen zum Schluß selbst anerkennt.

Aus obiger Besprechung der einschlägigen Literatur ist ersichtlich, daß die Einwirkung der Phosphate auf die Sauerstoffatmung der Samenpflanzen noch nicht vollkommen aufgeklärt ist. Während einer von uns[1]) keine Steigerung der CO_2-Produktion durch anorganische Phosphate wahrzunehmen vermochte, haben die Untersuchungen von N. Iwanoff, L. Iwanoff und Zaleski und Reinhard[2]) zu ganz anderen Resultaten geführt, und es tauchte also wiederum die Frage auf, ob der Einfluß vergorener Zuckerlösungen auf die Sauerstoffatmung der Samenpflanzen nicht schlechthin durch die Einwirkung von Phosphaten zu erklären wäre. Die nachstehend beschriebenen Versuche haben den Zweck, eine Lösung der genannten Streitfragen herbeizuführen.

Experimenteller Teil.

Unsere Versuche wurden mit Weizenkeimen ausgeführt. Auf Grund der vorliegenden Erfahrungen[3]) bilden Weizenkeime ein sehr günstiges Material für Untersuchungen über die Pflanzenatmung, da sie nach kurzdauerndem Einweichen in Wasser oder in verschiedenen Lösungen eine beträchtliche CO_2-Produktion entwickeln und unter Umständen verschiedene Stoffe absorbieren und verarbeiten. Sämtliche Versuche wurden mit einem und demselben Präparat von Weizenkeimen ausgeführt[4]); diese Keime erwiesen sich als nicht keimfähig[5]).

1) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 190.

2) N. Iwanoff, Bullet. de l'Acad. des sciences de St. Petersbourg, 1910, S. 303; L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 25, S. 171; Zaleski und Reinhard, ebenda, 1910, Bd. 27, S. 450.

3) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 185.

4) Bezogen von der Stadtmühle Maggi in Zürich.

5) Bei dieser Gelegenheit muß darauf hingewiesen werden, daß die früher publizierten Versuche von S. Kostytschew (a. a. O.) mit keimfähigen Keimen ausgeführt worden waren. L. Iwanoff setzt voraus (Biochem. Zeitschr., Bd. 29, S. 348), daß die

Die Keime wurden im lufttrockenen Zustande abgewogen und im Verlaufe von einer Stunde in Wasser bezw. in verschiedenen Lösungen eingeweicht, dann abfiltriert, auf Streifen von dünnem Josephpapier geschmiert und die Papierstreifen in geräumigen U-Röhren locker verteilt. Alsdann wurde ein Luftstrom durch die U-Röhren geleitet und das von den Keimen produzierte Kohlendioxyd in Pettenkoferschen Röhren aufgefangen[1]. In die Versuchsgefäße gelangte immer CO_2-freie und mit Wasserdampf gesättigte Luft. In einigen Versuchen wurden lufttrockene Keime in flache konische Kolben hineingetan, mit einer geringen Menge von verschiedenen Lösungen übergossen und im Luftstrome belassen.

Zunächst haben wir uns bemüht, die Rolle der Phosphate am Atmungsprozesse ausführlicher zu erläutern. N. Iwanoff[2] und nach ihm Zaleski und Reinhard[3] haben dargetan, daß nur alkalisch reagierende sekundäre Phosphate die Atmungsenergie steigern, während sauer reagierende primäre Phosphate die Atmung von Weizenkeimen und anderen Pflanzen herabsetzen. Bereits früher hat einer von uns gefunden, daß Weizenkeime bei saurer Reaktion der zum Einweichen benutzten Flüssigkeit nur eine minimale CO_2-Produktion zeigen. So hat z. B. 1-proz. Milchsäure die CO_2-Abscheidung der Keime vollständig eingestellt[4]. Auf Grund dieser Beobachtung könnte man voraussetzen, daß bei Anwendung von primären Phosphaten die günstige Beeinflussung der Atmung durch Phosphatanionen von der hemmenden Einwirkung der H^+-Ionen überwältigt wird. Zaleski und Reinhard[5] äußern sich in der Tat folgendermaßen: „Die sauren Phosphate schwächen die Ausscheidung der Kohlensäure infolge der sauren Reaktion". Dieser Ansicht schließt sich auch N. Iwanoff[6] vollkommen an.

In früher publizierten Versuchen des einen von uns[7] kamen nur neutrale Phosphatlösungen in Anwendung: Lösungen des se-

---

käuflichen Weizenkeime immer ein abgetötetes Material vorstellen. Diese Annahme ist fehlerhaft. In der letzten Zeit liefert allerdings die Stadtmühle Maggi in Zürich tatsächlich abgetötete Keime.

1) Palladin und Kostytschew, Handbuch der biochem. Arbeitsmethoden von E. Abderhalden, 1910, Bd. 3, S. 480.

2) N. Iwanoff, Bullet. de l'Acad. des sciences de St. Petersbourg, 1910, S. 303.

3) Zaleski und Reinhard, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 27, S. 466.

4) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 190.

5) Zaleski und Reinhard, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 27, S. 467.

6) N. Iwanoff, a. a. O.

7) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 190.

kundären Natriumphosphates wurden durch Phosphorsäure neutral gemacht, um den Einfluß der sauren bezw. der alkalischen Reaktion zu beseitigen. Merkwürdig ist der Umstand, daß in diesem Falle keine befördernde Wirkung der Phosphate auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime wahrgenommen wurde. Es liegt also die Annahme nahe, daß der Einfluß der Phosphate nur bei alkalischer Reaktion zum Vorschein kommt. In nachstehend beschriebenen Versuchen haben wir die Wirkung der neutralen Phosphatlösungen mit derjenigen der Lösungen von sekundärem Natriumphosphat verglichen.

Es ist schon längst bekannt, daß neutrale Phosphatlösungen mit Lackmus eine schöne amphotere Reaktion zeigen. Titriert man eine Lösung von primärem Phosphat mit Alkalien oder eine Lösung von sekundärem Phosphat mit Säuren, so tritt ein Punkt ein, wo neutrales Lackmuspapier seine Farbe behält, während rotes Lackmuspapier seine Farbe nach blau hin und blaues seine Farbe nach rot hin verändert[1]). Wir haben bei der Titration von 50 ccm einer 1-proz. Lösung von Na_2HPO_4 mit $^N/_{10}$ Schwefelsäure oder mit der äquivalenten Phosphorsäure folgende Farbenumschläge wahrgenommen: die amphotere Reaktion erscheint schon nach Zusatz von 4,2 ccm der Säure, aber erst nach Zusatz von 7,2 ccm $^N/_{10}$ Schwefelsäure tritt der Punkt ein, wo sowohl neutrales als rotes Lackmuspapier ihre Farben nicht verändern; dieser Punkt läßt sich ziemlich scharf bestimmen und entspricht für unser Lackmuspapier genau dem Punkt, wo alizarinsulfosaures Natron den Farbenumschlag von lila nach rot hin zeigt; hierbei ist die H^+-Konzentration gleich 10^{-6}; die Lösung ist also beinahe neutral. Enthält die Lösung ausschließlich primäres Phosphat, so färbt sich alizarinsulfosaures Natron gelbbraun[2]).

Auf Grund dieser Erfahrungen haben wir unsere „neutralen" Phosphatlösungen folgendermaßen dargestellt: wir versetzten Lösungen von sekundärem Natriumphosphat mit soviel Phosphorsäure, daß rotes Lackmuspapier seine Farbe nach blau hin eben nicht veränderte oder daß alizarinsulfosaures Natron den Farbenumschlag von lila nach rot hin zeigte. Wenn hierbei ein ganz geringer Überschuß der H^+-Ionen auch vorausgesetzt werden kann, so erweist sich dieser Umstand als belanglos. Folgender Versuch zeigt,

1) Heintz, Journal f. prakt. Chemie, 1862, Bd. 85, S. 24.

2) Glaser, Indikatoren, 1901, S. 71.

daß eine zweifellos größere Konzentration von H^+-Ionen die CO_2-Produktion der Weizenkeime noch nicht beeinträchtigt.

Versuch 1.

Zwei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 15 g. Portion A wurde eingeweicht in 75 ccm dest. Wasser, Portion B in 75 ccm einer Lösung von Phosphorsäure, deren Azidität derjenigen Menge von $^N/_{10}$ Schwefelsäure gleich war, welche zu 75 ccm einer 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung zugesetzt werden muß, um die kaum eingetretene amphotere Reaktion in eine saure zu überführen. Das Einweichen dauerte eine Stunde; alsdann wurden die Keime abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier geschmiert und in U-Röhren locker verteilt. Luftstrom. Temp. 19,5—20°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg	
	Portion A Wasser	Portion B H_3PO_4-Lösung
2	14	13,6
2	9,2	8,4
2	6,8	6,8
6	30,0	28,8

Die Differenz zwischen den von den beiden Portionen gebildeten CO_2-Mengen liegt innerhalb der Grenzen der Versuchsfehler. Es ist also einleuchtend, daß bei Anwendung der auf obige Weise neutral gemachten Phosphatlösungen die hemmende Wirkung der sauren Reaktion noch nicht zur Geltung kommt und somit eine genauere Methode der Herstellung von neutralen Phosphatgemischen, wie sie z. B. von Michaelis[1]) empfohlen wird, für unsere Zwecke als überflüssig erscheint. Wir sind nunmehr imstande, den Einfluß der Phosphate auf die Atmung zu untersuchen, ohne der antagonistischen Wirkung der sauren Reaktion Rechnung tragen zu müssen. In nachstehenden Versuchen haben wir die Einwirkung der neutral gemachten und der alkalisch reagierenden Lösungen von sekundärem Natriumphosphat geprüft.

Versuch 2.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g. Portion A wurde in 100 ccm Wasser, Portion B in 100 ccm mit

1) Michaelis, Handbuch der biochemischen Methoden von E. Abderhalden, 1910, Bd. 3, S. 1337.

H_3PO_4 neutralisierter 3-proz. Na_2PO_4-Lösung, Portion C in 100 ccm nicht neutralisierter 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung eingeweicht. Das Einweichen dauerte eine Stunde; alsdann wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier geschmiert und in die U-Röhren hineingetan. Luftstrom. Temp. 17,75—18,5°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	Portion A Wasser	Portion B 3-proz. Lösung v. Na_2HPO_4, neutr.	Portion C 3-proz. Lösung v. Na_2HPO_4, nicht neutr.
1	9,8	9,8	16,4
1	8,0	6,6	10,0
2	13,2	11,0	21,0
2	10,4	8,0	17,2
6	41,4	35,4	64,6

Es ergab sich also, daß eine 3-proz. Lösung von sekundärem Natriumphosphat die CO_2-Abscheidung der Weizenkeime befördert, was auch mit den Angaben von N. Iwanoff, L. Iwanoff und Zaleski und Reinhard[1]) im allgemeinen übereinstimmt. Neutrale 3-proz. Natriumphosphatlösung bewirkt aber keine Steigerung der CO_2-Produktion und hat vielmehr einen hemmenden Einfluß auf die Atmung der Weizenkeime. Wenn in einem früher publizierten Versuche des einen von uns[2]) eine schwache Stimulation der Sauerstoffatmung durch neutrale 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung eintrat, so mag dies mit dem Vorhandensein eines geringen Überschusses von OH-Ionen zusammenhängen. Folgender Versuch zeigt in der Tat, daß eine äußerst schwache alkalische Reaktion der Phosphatlösung die CO_2-Abscheidung der Weizenkeime bereits beeinflußt.

Versuch 3.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g. Portion A wurde eingeweicht in 100 ccm Wasser, Portion B in 100 ccm einer auf übliche Weise neutral gemachten 3-proz. Lösung von Na_2HPO_4, Portion C in 100 ccm einer nicht vollkommen neutral gemachten 3-proz.. Lösung von Na_2HPO_4. Zu dieser Lösung brauchte man aber bloß 0,5 ccm $^N/_{10}$ Schwefelsäure hinzuzufügen,

1) N. Iwanoff, a. a. O.; L. Iwanoff, a. a. O.; Zaleski u. Reinhard, a. a. O.

2) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschr., 1908, Bd. 15, S. 190.

um die gleiche Reaktion wie bei B zu erhalten. Das Einweichen dauerte eine Stunde; alsdann wurden die Keime abfiltriert, auf Josephpapier eingetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 17,5—18°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B 3-proz. neutrale Na_2HPO_4-Lösung	C 3-proz. schwach alkal. Na_2HPO_4-Lösung
2	18,2	16,2	22,4
2	13,6	10,6	13,8
2	9,4	8,0	12,0
6	41,2	34,8	48,2

Versuch 4.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g wurden im Verlaufe von einer Stunde in folgenden Flüssigkeiten eingeweicht:

Portion A. 100 ccm Wasser;

Portion B. 100 ccm 1-proz. Lösung von Na_2HPO_4;

Portion C. 100 ccm 1-proz. Lösung von Na_2HPO_4,

welche mit Phosphorsäure neutralisiert worden war. Dieselbe Versuchsanordnung wie in vorstehenden Versuchen. Temp. 17,5—18°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C neutralis. 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung
2	18,0	29,4	19,2
2	14,4	17,2	14,8
2	10,8	14,4	11,0
6	43,2	61,0	45,0

Dieser Versuch zeigt, daß auch die 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung nach der Neutralisation ihre Wirkung beinahe vollkommen einbüßt.

Versuch 5.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g wurden im Verlaufe von einer Stunde in folgenden Flüssigkeiten eingeweicht:

Portion A. 100 ccm Wasser;
Portion B. 100 ccm neutrale 1-proz. Natriumphosphatlösung;
Portion C. 100 ccm neutrale 0,5-proz. Natriumphosphatlösg.

Dieselbe Versuchsanstellung wie in vorstehenden Versuchen. Temperatur 19—19,5°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B neutralis. 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C neutralis. 0,5-proz. Na_2HPO_4-Lösung
2	21,2	22,6	24,4
2	14,2	14,4	16,0
2	10,8	10,4	11,2
6	46,2	47,4	51,6

Versuch 6.

Wiederholung des vorstehenden Versuches. Temp. 19—20°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B neutralis. 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C neutralis. 0,5-proz. Na_2HPO_4-Lösung
2	24,2	28,8	28,8
2	16,2	17,2	19,2
2	11,6	12,6	12,0
6	52,0	58,6	58,2

Versuch 7.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g wurden im Verlaufe von einer Stunde in folgenden Flüssigkeiten eingeweicht:

Portion A. 100 ccm Wasser;
Portion B. 100 ccm neutralis. 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung;
Portion C. 100 ccm neutralis. 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung.

Dieselbe Versuchsanstellung wie in vorstehenden Versuchen. Temperatur 19,5—20°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B neutralis. 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C neutralis. 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung
2	23,2	27,2	19,8
2	12,2	17,6	11,8
2	15,2	11,2	8,4
6	50,6	56,0	40,0

In folgenden länger dauernden Versuchen wurde Toluol als Antiseptikum verwendet.

Versuch 8.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 7 g wurden in folgenden Flüssigkeiten eingeweicht:

Portion A. 35 ccm Wasser;

Portion B. 35 ccm neutralis. 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung;

Portion C. 35 ccm neutralis. 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung.

Nach einer Stunde wurden die Keime abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier geschmiert, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrom belassen. Die vor den U-Röhren eingeschalteten Waschflaschen wurden mit Wasser und Toluol beschickt; außerdem befand sich in je einem U-Rohre ein mit Toluol getränkter Wattepfropfen. Temp. 19—19,5°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B neutralis. 1-proz. Phosphatlösung	C neutralis. 3-proz. Phosphatlösung
6	14,0	14,4	10,0
18	7,6	—	5,2
24	21,6	—	15,2

Versuch 9.

Wiederholung des vorstehenden Versuches. Temp. 19,5—20°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B neutrale 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C neutrale 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung
6	12,4	14,0	10,4
18	6,6	7,2	5,2
24	2,8	2,8	2,0
48	21,8	24,0	17,6

Versuch 10.

Drei Portionen der lufttrockenen Keime zu je 20 g wurden in folgenden Flüssigkeiten eingeweicht:

Portion A. 100 ccm Wasser;

Portion B. 100 ccm 1-proz. neutrale Natriumphosphatlösung;

Portion C. 100 ccm 4-proz. neutrale Natriumphosphatlösung.

Nach 1 Stunde wurden die Keime abfiltriert, auf Josephpapier aufgetragen, in U-Röhren hineingetan und im Luftstrome ohne Antiseptica belassen. Temp. 18,5—19°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg		
	A Wasser	B neutrale 1-proz. Natriumphosphatlösung	C neutrale 4-proz. Natriumphosphatlösung
2	17,8	22,0	11,2
2	12,0	12,2	7,6
4	29,8	34,2	18,8

Die vorstehend beschriebenen Versuche zeigen, daß neutrale 3-proz. bezw. 4-proz. Natriumphosphatlösungen nicht nur keine Steigerung, sondern vielmehr eine Herabsetzung der CO_2-Produktion der Weizenkeime hervorrufen. Verdünnte (0,5-proz. bezw. 1-proz.) Natriumphosphatlösungen bewirken zwar eine geringe Stimulation der CO_2-Ausscheidung, doch kann die Zunahme der Atmungsenergie nur im Verlaufe der anfänglichen Stunden der Luftdurchleitung wahrgenommen werden und bleibt in einigen Versuchen innerhalb der Grenzen der Versuchsfehler. Auf jeden Fall ist es einleuchtend, daß die Einwirkung des sekundären Phosphates auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime durch Neutralisation der Phosphatlösung zum größten Teil aufgehoben wird. L. Iwanoff[1]) behauptet, daß verdünnte Lösungen von primären sauer reagierenden Phosphaten immerhin eine geringe Steigerung der CO_2-Produktion der Weizenkeime bewirken; diese Resultate widersprechen aber denjenigen von N. Iwanoff[2]) und von Zaleski und Reinhard[3]) und bedürfen einer Nachprüfung: von den drei einschlägigen Versuchen L. Iwanoffs sind zwei nach der Manometermethode ausgeführt und können

1) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 25, S. 179.

2) N. Iwanoff, Bulletin de l'Académie Impér. des sciences de St. Petersbourg, 1910, S. 314.

3) Zaleski und Reinhard, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 27, S. 466.

also höchstens über Schwankungen von $\frac{CO_2}{O_2}$, aber nicht über Schwankungen der gesamten CO_2-Produktion Aufschluß geben; der dritte Versuch wurde zwar unter Luftdurchleitung ausgeführt, doch wurde hierbei wie auch in vielen anderen Fällen Toluol als Antiseptikum verwendet und CO_2 in Kaliapparaten aufgefangen. Nun scheint aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, daß Toluoldampf trotz Einschaltung von Schwefelsäure in die Kaliapparate gelangte, was nicht zu unterschätzende Versuchsfehler zur Folge haben sollte. Aus diesem Grunde hat wenigstens einer von uns in seinen früher ausgeführten Versuchen auf die Verwendung von Kaliapparaten bei Gegenwart von Toluol in Versuchsgefäßen verzichtet, nachdem Kontrollversuche schwankende Resultate ergaben.

Durch die vorstehend beschriebenen Versuche wurde der scheinbare Widerspruch zwischen den Resultaten von S. Kostytschew und denjenigen von N. Iwanoff, L. Iwanoff und Zaleski und Reinhard in befriedigender Weise aufgeklärt. Es ergab sich, daß 3-proz. Natriumphosphatlösung nach der Neutralisation keine Steigerung der CO_2-Ausscheidung hervorruft. L. Iwanoff wollte den genannten Widerspruch auf eine andere Weise erklären. Dieser Forscher schreibt[1]): „Kostytschew ist . . . zu entgegengesetzten Resultaten gelangt, was dadurch zu erklären ist, daß bei den von ihm angewendeten Konzentrationen (3—5 %) die Stimulation bedeutend später bemerkbar wird, in den ersten Stunden aber sogar eine Abschwächung eintritt, die wahrscheinlich durch die Absorption der Kohlensäure durch alkalische Phosphate hervorgerufen wird.“ Diese Voraussetzung L. Iwanoffs ist nur in der Beziehung lehrreich, als sie zeigt, mit welcher Vorsicht man eigene Ergebnisse auf die nach anderweitigen Methoden erzielten Resultate verallgemeinern soll. In betreff der früher publizierten Versuche von S. Kostytschew liegt zwar nur ein Mißverständnis vor, da die genannten Versuche mit neutral gemachten Phosphatlösungen ausgeführt worden waren; in den vorstehend beschriebenen Versuchen haben wir jedoch gefunden, daß alkalisch reagierende 3-proz. Lösungen von Na_2HPO_4 bereits während der ersten Stunde einen bedeutenden Aufschwung der CO_2-Produktion hervorrufen. Im folgenden Versuche wurde die Einwirkung der 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung gleichzeitig nach unserer Methode und nach derjenigen von L. Iwanoff untersucht.

---

1) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschr., 1910, Bd. 25, S. 178.

Versuch 11.

Vier gleiche Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g.

Portion A wurde im Verlaufe von einer Stunde in 100 ccm Wasser eingeweicht, abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier geschmiert; die Papierstreifen wurden im U-Rohr locker verteilt und im Luftstrome belassen.

Portion B wurde im Verlaufe von einer Stunde in 100 ccm 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung eingeweicht, dann abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier geschmiert; die Papierstreifen wurden im U-Rohr locker verteilt und im Luftstrome belassen.

Portion C wurde in einen konischen Kolben mit großer Bodenoberfläche hineingetan, mit 40 ccm Wasser übergossen, auf dem Boden des Kolbens gleichmäßig verteilt und im Luftstrome belassen.

Portion D wurde in einen konischen Kolben mit großer Bodenoberfläche hineingetan, mit 40 ccm einer 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung übergossen, auf dem Boden des Kolbens gleichmäßig verteilt und im Luftstrome belassen. Temp. 17,5 – 18,5°.

Zeitdauer in Stunden	CO_2 in mg			
	A Wasser. U-Rohr.	B 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung. U-Rohr	C Wasser. Kolben	D 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung. Kolben.
2	16,4	22,8	17,2	12,4
2	11,6	17,2	21,6	23,2
4	28,0	40,0	38,8	35,6

Bei Anwendung von U-Röhren, d. h. bei tadelloser Aeration und ohne Überschuß von Flüssigkeit hat 3-proz. Natriumphosphatlösung die CO_2-Produktion stimuliert; bei Anwendung von Kolben und Überschuß der Flüssigkeit hat aber dieselbe 3-proz. Natriumphosphatlösung den Vorgang der CO_2-Ausscheidung gehemmt; der Überschuß von alkalisch reagierender Phosphatlösung kann in der Tat eine ziemlich beträchtliche CO_2-Menge zeitweilig absorbieren. Auf den ersten Blick scheint der Umstand merkwürdig zu sein, daß die Kontrollportion im Kolben eine größere Atmungsenergie aufwies als im U-Rohr; Tatsache ist aber, daß während des einstün-

digen Einweichens in Wasser bezw. in Salzlösungen eine beträchtliche Menge von verschiedenen Stoffen, u. a. von Peroxydase, aus den Keimen hinausdiffundiert. In weiteren länger dauernden Versuchen haben wir die Einwirkung von neutralen Phosphatlösungen auf die Atmung der Weizenkeime im Kolben untersucht. Bei dieser Versuchsanstellung werden die Oxydationsvorgänge wahrscheinlich etwas gehemmt und wenigstens ein Teil des abgeschiedenen Kohlendioxyds ist auf anaerobe Vorgänge zurückzuführen.

Versuch 12.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 7 g wurden in konische Kolben hineingetan und mit folgenden Flüssigkeiten übergossen:

Portion A. 15 ccm Wasser;

Portion B. 15 ccm neutrale 1-proz. Natriumphosphatlösung;

Portion C. 15 ccm neutrale 3-proz. Natriumphosphatlösung.

Ein jeder Kolben wurde außerdem mit 0,5 ccm Toluol versetzt; vor den Kolben wurden Waschflaschen mit Wasser und Toluol eingeschaltet. Luftstrom. Temp. 19—19,5°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 1-proz. neutr. Phosphatlös.	C 3-proz. neutr. Phosphatlös.
6	38,8	37,6	25,6
18	55,6	57,8	24,8
24	94,4	95,4	50,4

Versuch 13.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 5 g wurden in konische Kolben hineingetan und mit folgenden Flüssigkeiten übergossen:

Portion A. 10 ccm Wasser;

Portion B. 10 ccm neutrale 1-proz. Natriumphosphatlösung;

Portion C. 10 ccm neutrale 0,5-proz. Natriumphosphatlösung.

Ein jeder Kolben wurde mit 1 ccm Toluol beschickt; nach Ablauf von 24 Stunden wurde abermals in je einen Kolben 1 ccm Toluol eingegossen. Die vor den Kolben eingeschalteten Waschflaschen enthielten Wasser mit Toluol überschichtet. Luftstrom. Temperatur 19,5—21°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B neutr. 1-proz. Phosphatlös.	C neutr. 0,5-proz. Phosphatlös.
2	11,2	11,0	10,8
2	7,2	9,6	10,0
2	6,8	8,4	8,8
18	16,4	22,0	24,8
24	6,4	5,2	4,4
48	48,0	56,2	58,8

Versuch 14.

Genaue Wiederholung des vorstehenden. Temp. 18,5—19,5°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B neutr. 1-proz. Phosphatlös.	C neutr. 0,5-proz. Phosphatlös.
2	8,2	9,6	11,2
2	8,0	9,2	9,6
2	6,6	8,8	9,0
18	18,0	24,4	32,4
24	6,4	5,2	4,0
48	47,2	57,2	66,2

Die Resultate der drei vorstehenden Versuche stimmen im allgemeinen mit denjenigen der ersten Versuchsserie überein. Durch Neutralisation wird die Einwirkung der sekundären Phosphate auf die Atmung der Weizenkeime bedeutend herabgedrückt. 3-proz. neutrale Phosphatlösung bewirkt keine Steigerung der CO_2-Produktion. 1-proz. bezw. 0,5-proz. neutrale Phosphatlösungen behalten jedoch eine geringe befördernde Wirkung, welche in den unter unvollkommener Aeration ausgeführten Versuchen deutlicher zum Vorschein kommt, was damit zusammenhängen mag, daß in diesem Falle ein Teil des produzierten Kohlendioxyds auf alkoholische Gärung zurückzuführen ist, welche von den Phosphatanionen zweifellos abhängt. Was nun die Einwirkung der sekundären Phosphate auf die eigentliche Sauerstoffatmung der Weizenkeime anbelangt, so scheinen hierbei nicht Phosphationen, sondern Hydroxylionen die Hauptrolle zu spielen, da Phosphationen bei Abwesenheit von Hydroxylionen sich als kaum wirksam erweisen.

Es ist also interessant zu untersuchen, ob Hydroxylionen ihrerseits bei Abwesenheit der Phosphationen eine stimulierende Wirkung auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime ausüben. Zu diesem Zwecke haben wir die Einwirkung verdünnter NaHO-Lösungen auf die Atmung der Keime untersucht. Durch entsprechendes Verdünnen von $\frac{N}{2}$ NaHO-Lösungen wurden Lösungen von derselben Alkaleszenz wie die in Betracht kommenden Na_2HPO_4-Lösungen hergestellt.

Versuch 15.

Drei Portionen der lufttrockenen Keime zu je 10 g wurden in konische Kolben hineingetan und mit folgenden Flüssigkeiten übergossen:

Portion A. 20 ccm Wasser;

Portion B. 20 ccm einer $\frac{N}{33,7}$ NaHO-Lösung, welche denselben Grad von Alkaleszenz aufwies, wie eine 1-proz. Na_2-HPO_4-Lösung[1]);

Portion C. 20 ccm einer NaOH-Lösung, welche der 0,5-proz. Na_2HPO_4 entspricht. Luftstrom. Temp. 19,5—20°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B NaHO-Lösung = 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C NaHO-Lösung = 0,5-proz. Na_2HPO_4-Lösung
2	18,8	15,6	18,4
2	17,2	26,4	22,8
2	17,2	28,8	21,2
6	53,2	70,8	62,4

Es ergab sich ein höchst merkwürdiges Resultat: verdünnte Natronlauge hat die CO_2-Ausscheidung der Weizenkeime befördert. Während der ersten zwei Stunden tritt freilich eine Verzögerung der CO_2-Abscheidung ein, was wohl auf die Absorption von CO_2 durch Natronlauge zurückzuführen ist; dann erfolgt aber eine beträchtliche Steigerung der CO_2-Produktion, welche für die Portion B

1) Dieser Grad von Alkaleszenz übersteigt etwas den theoretischen Wert, was vielleicht dadurch zu erklären ist, daß unser Präparat von Na_2HPO_4 durch eine geringe Menge von Na_3PO_4 verunreinigt war.

mehr als 50 % der gesamten Atmungsenergie der Kontrollportion erreichte.

In folgenden Versuchen wurde die Einwirkung von NaHO mit derjenigen von Na_2HPO_4 verglichen. Es ist von vornherein zu erwarten, daß der Einfluß von sekundärem Natriumphosphat ein größerer sein muß, und zwar in erster Linie infolge Eintretens von folgenden Nebenreaktionen. CO_2 wird bekanntlich durch sekundäre Phosphate nicht in gleicher Weise gebunden wie durch Natronlauge. Während die als sekundäres Natriumkarbonat gebundene Kohlensäure weder durch Auspumpen oder Luftdurchleiten, noch durch Erhitzen frei gemacht werden kann, treten sekundäre Phosphate mit Kohlensäure in eine labile Verbindung, welche nur unter ganz bestimmten physikalischen Bedingungen bestehen kann. Durch Untersuchungen verschiedener Forscher, welche sich hauptsächlich mit der Frage nach der CO_2-Bindung im Blute befaßten[1]), ist dargetan worden, daß Lösungen von sekundären Phosphaten und Bikarbonaten CO_2 absorbieren können; diese dissoziablen Verbindungen werden sowohl durch Kochen als durch Evakuieren, bzw. Durchleitung von fremden Gasen zerlegt. Hieraus ist ersichtlich, daß in unserem Falle die Natronlauge eine weit größere CO_2-Menge festhalten kann, als die äquivalente Menge von Na_2HPO_4, da bei Durchleitung der CO_2-freien Luft die Spannung von Kohlendioxyd in den Versuchsgefäßen äußerst niedrig ist. Immerhin zeigen die Resultate der nachstehenden Versuche, daß der Unterschied zwischen der Wirkung der Phosphatlösungen und der äquivalenten NaHO-Lösungen nicht sehr groß ist.

Versuch 16.

Drei Portionen der lufttrockenen Keime zu je 5 g wurden in flache konische Kolben hineingetan und mit folgenden Flüssigkeiten übergossen:

Portion A. 10 ccm Wasser;
Portion B. 10 ccm 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung;
Portion C. 10 ccm NaHO-Lösung von derselben Alkaleszenz wie die 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung.

Ein jeder Kolben wurde mit 1 ccm Toluol versetzt, nach Ablauf von 24 Stunden wurde wiederum 1 ccm Toluol in je einen Kolben eingegossen. Luftstrom, Temp. 19,5—21 °.

1) R. Heidenhain u. L. Meyer, Stud. phys. Inst. zu Breslau, 1863, Bd. 2; S. Setschenow, Pflügers Archiv, 1875, Bd. 8; N. Zunz, Hermanns Handb. d. Physiologie, 1882, Bd. 4, H. 2; Chr. Bohr, Skand. Arch. f. Physiol., 1891, Bd. 3.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C NaHO-Lösung
2	11,4	11,6	12,0
2	8,6	15,0	13,6
2	6,4	12,8	12,6
18	20,8	30,2	28,4
24	4,4	4,4	4,2
48	51,6	74,0	70,8

Versuch 17.

Wiederholung des vorstehenden. Temp. 20—21°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C äquivalente NaHO-Lösung
2	10,4	10,8	8,8
2	7,2	14,0	10,8
2	6,0	13,2	10,0
18	17,2	35,2	27,2
24	3,6	3,8	3,2
48	44,4	77,0	60,0

In diesem Versuche war der Einfluß der 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung ausnahmsweise größer, als in allen übrigen Versuchen.

Die befördernde Wirkung der Hydroxylionen läßt sich vielleicht ungezwungen dadurch erklären, daß die alkalische Reaktion die Tätigkeit von Peroxydase und anderen oxydierenden Agenzien stimuliert. Nach den noch nicht publizierten Resultaten des einen von uns wird dagegen die fermentative alkoholische Gärung durch Hydroxylionen nur unbedeutend gesteigert.

Der Einfluß von NaHO kommt auch in den unter Anwendung von U-Röhren und Josephpapier, d. h. bei tadelloser Aeration ausgeführten Versuchen zum Vorschein; in diesem Falle tritt aber nur während der anfänglichen Stunden eine deutliche stimulierende Wirkung ein, während die Wirkung des sekundären Phosphates länger anhält; es ist auch wohl zu beachten, daß bei einer vollkommenen Aeration die Neutralisation des sekundären Phosphates durch CO_2 ausgeschlossen ist.

Versuch 18.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g wurden im Verlaufe von einer Stunde in folgenden Flüssigkeiten eingeweicht:

Portion A. 100 ccm Wasser;

Portion B. 100 ccm 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung;

Portion C. 100 ccm äquivalente NaHO-Lösung.

Alsdann wurden die Keime abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier geschmiert, in U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 18,5 – 19,5°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C äquivalente NaHO-Lösung
2	14,4	29,4	20,8
2	12,4	19,2	14,8
2	10,4	15,2	11,2
6	37,2	63,8	46,8

Versuch 19.

Drei Portionen der lufttrockenen Keime zu je 20 g wurden in folgenden Flüssigkeiten eingeweicht:

Portion A. 100 ccm Wasser;

Portion B. 100 ccm 0,5-proz. Na_2HPO_4-Lösung;

Portion C. 100 ccm äquivalente NaHO-Lösung.

Nach Ablauf von einer Stunde wurden die Keime abfiltriert, auf Josephpapier aufgetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 19,5—20°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 0,5-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C äquivalente NaHO-Lösung
2	20,0	26,4	23,4
2	12,4	16,4	14,4
2	9,2	11,6	9,6
6	41,6	54,4	47,4

Stärkere Lösungen von Natronlauge wirken bereits schädlich auf Weizenkeime. Es ist zu erwähnen, daß durch NaHO-Lösungen

eine größere Menge verschiedener Stoffe aus Weizenkeimen beim Einweichen extrahiert wird, als durch reines Wasser. Die schädliche Nebenwirkung der Natronlauge wird z. B. durch folgenden Versuch erläutert.

Versuch 20.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g. Portion A wurde eingeweicht in 100 ccm Wasser, Portion B in 100 ccm NaHO-Lösung, deren Alkaleszenz derjenigen der 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung gleich war, Portion C in einer doppelt so starken NaHO-Lösung. Nach einer Stunde wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier aufgetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 18,5—19°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B NaHO-Lösung, äquivalent d. 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C NaHO-Lösung, doppelt so stark wie B
2	20,0	23,8	16,8
2	14,0	15,6	11,2
2	10,0	12,4	8,4
6	44,0	51,8	36,4

Die schädliche Nebenwirkung von Natronlauge kommt deutlich zum Vorschein, wenn man die Wirkung 3-proz. Na_2HPO_4 mit derjenigen der äquivalenten NaHO-Lösung vergleicht. Während Phosphatlösung die Atmung der Weizenkeime stark stimuliert, übt Natronlauge bereits eine hemmende Wirkung aus. Es ist aber wohl zu beachten, daß in diesem Falle eine beinahe 0,4-proz. Natronlauge in Anwendung kommt; die so starke Lauge kann selbstverständlich eine beträchtliche Menge von Eiweiß und anderen wichtigen Stoffen während des Einweichens extrahieren und bei nachfolgender Luftdurchleitung eine bedeutende CO_2-Menge absorbieren; andererseits wurde vorstehend darauf hingewiesen, daß das CO_2-bindende Vermögen von sekundärem Phosphat in einer CO_2-freien Atmosphäre äußerst gering ist. Folgende Versuche haben den Zweck, die Einwirkung von 3-proz. Phosphatlösungen und äquivalenten NaHO-Lösungen auf die Atmung der Weizenkeime zu erläutern.

Versuch 21.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g. Portion A wurde eingeweicht in 100 ccm Wasser, Portion B in 100 ccm 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung, Portion C in 100 ccm äquivalenter NaHO-Lösung. Nach Ablauf von 1½ Stunden wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier aufgetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 17,5—18°. Während 4 Stunden wurden folgende CO_2-Mengen gebildet:

Portion A. (Wasser) . . . . CO_2=30,4 mg
Portion B. (3-proz. Na_2HPO_4-Lösung) . . CO_2=45,6 „
Portion C. (NaHO-Lösung) . . . . CO_2=16,8 „

Versuch 22.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g. Portion A wurde eingeweicht in 100 ccm Wasser, Portion B in 100 ccm 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung, Portion C in 100 ccm äquivalenter NaHO-Lösung. Nach 1 Stunde wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Josephpapier aufgetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. ca. 20°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C äquivalente NaHO-Lösung
2	20,0	39,6	7,8
2	13,6	23,6	7,2
2	10,6	21,2	6,8
6	44,2	84,4	21,8

Die weiter folgenden Versuche haben den Zweck, den Einfluß von sekundärem Natriumkarbonat auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime zu untersuchen. Es ergab sich, daß die befördernde Wirkung der Hydroxylionen auch in diesem Falle zur Geltung kommt; die Steigerung der Atmungsenergie war sogar größer, als bei Anwendung von äquivalenten NaHO-Lösungen. Da wir niemals eine saure Reaktion in Weizenkeimen bei Sauerstoffzutritt beobachteten, so darf man kaum voraussetzen, daß das CO_2 des zugesetzten Karbonates während des Versuches frei gemacht wird: dies könnte nur infolge Bildung von organischen Säuren eintreten.

Versuch 23.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 15 g. Portion A wurde eingeweicht in 75 ccm Wasser, Portion B in 75 ccm 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung, Portion C in 75 ccm einer Na_2CO_3-Lösung von derselben Alkaleszenz. Nach einer Stunde wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Josephpapier aufgetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 19,5—20°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C Na_2CO_3-Lösung von derselben Alkaleszenz
2	14,0	23,6	20,8
2	9,2	15,6	13,6
2	6,8	11,2	11,2
6	30,0	50,4	45,6

Versuch 24.

Wiederholung des vorstehenden; es wurden aber nur 10 g Weizenkeime zu je einer Portion genommen und in je 50 ccm Flüssigkeit eingeweicht. Temp. 17°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C Na_2CO_3-Lös. v. gleich. Alkal.
2	8,8	13,6	12,8
2	6,0	8,4	7,2
2	4,4	6,8	5,6
6	19,2	28,8	25,6

Versuch 25.

Drei Portionen der lufttrockenen Keime zu je 15 g. Portion A wurde eingeweicht in 75 ccm Wasser, Portion B in 75 ccm 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung, Portion C in 75 ccm äquivalenter Na_2CO_3-Lösung. Nach einer Stunde wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Josephpapier aufgetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. In je ein U-Rohr wurde die mit Toluol getränkte Watte eingeführt; die vor den U-Röhren eingeschalteten

Waschflaschen wurden mit Wasser und Toluol beschickt. Luftstrom, Temp. 20—21°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A Wasser	B 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung	C Na_2CO_3-Lösung
2	16,8	25,6	19,6
2	8,8	14,0	10,8
2	6,8	8,0	7,6
18	14,0	17,6	14,0
24	46,4	65,2	52,0

In folgender Tabelle sind die mit 1-proz. Phosphatlösungen und den entsprechenden NaHO-Lösungen erhaltenen Resultate zusammengestellt. Zum besseren Vergleich sind nicht die absoluten CO_2-Mengen angegeben, sondern nur die Differenzen mit den von den entsprechenden Kontrollportionen (auf Wasser) produzierten CO_2-Mengen. Diese Differenzen sind in Prozenten ausgedrückt, indem die von der Kontrollportion gebildete CO_2-Menge immer gleich 100 angenommen wurde.

1-proz. Na_2HPO_4-Lösung			Neutralisierte 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung			NaHO-Lösung von gleicher Alkaleszenz wie 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung		
Nr. d. Vers.	Zeit in Stund.	CO_2-Zuwachs in % d. Kontrollportion	Nr. d. Vers.	Zeit in Stund.	CO_2-Zuwachs in % d. Kontrollportion	Nr. d. Vers.	Zeit in Stund.	CO_2-Zuwachs in % d. Kontrollportion
4	2	+ 63	4	2	+ 7	15	2	(— 17)[1]
4	2	+ 19	4	2	+ 3	15	2	+ 54
4	2	+ 33	4	2	+ 2	15	2	+ 67
16	2	(+ 2)[1]	5	2	+ 7	16	2	(+ 5)[1]
16	2	+ 74	5	2	+ 1	16	2	+ 58
16	2	+ 100	5	2	— 4	16	2	+ 97
16	18	+ 45	6	2	+ 25	16	18	+ 36
17	2	(+ 4)[1]	6	2	+ 9	17	2	(— 16)[1]
17	2	+ 94	6	2	+ 8	17	2	+ 50
17	2	+ 120	7	2	+ 14	17	2	+ 66
17	18	+ 104	7	4	+ 8	17	18	+ 58
18	2	+ 104	8	6	+ 3	18	2	+ 44
18	2	+ 55	9	6	+ 13	18	2	+ 19
18	2	+ 46	9	18	+ 9	18	2	+ 8
			10	2	+ 24	20	2	+ 14
			10	2	+ 1	20	2	+ 11
			12	6	— 3	20	2	+ 24
			12	18	+ 4			

1) Diese Zahlen können nicht in Betracht gezogen werden, da wir es hier mit einer Absorption von CO_2 durch alkalische Lösungen zu tun haben. Die betreffenden Versuche wurden in Kolben ausgeführt.

Diese Zahlen beweisen, daß Natronlauge eine bedeutend größere Steigerung der CO_2-Produktion hervorruft, als neutrale 1-proz. Phosphatlösung. Die meisten Zahlen, welche den Einfluß neutralisierter Phosphatlösung erläutern, liegen innerhalb der Grenzen der Versuchsfehler. Es muß außerdem in Betracht gezogen werden, daß konzentriertere Lösungen von Na_2HPO_4 nach der Neutralisation nicht eine Steigerung, sondern vielmehr eine Hemmung der CO_2-Produktion der Weizenkeime bewirken. Hieraus ist ersichtlich, daß die Einwirkung sekundärer Phosphate auf die Sauerstoffatmung der Weizenkeime zum größten Teil auf eine Beförderung der CO_2-Produktion durch die alkalische Reaktion der Lösung zurückzuführen ist. Der Einfluß der Phosphationen selbst ist sehr gering.

Diese Resultate zeigen, daß der Einfluß vergorener Zuckerlösungen auf die Sauerstoffatmung schlechterdings nicht durch die Wirkung der Phosphationen zu erklären ist. Folgende Versuche haben den Zweck, die Frage nach der Bedeutung der Phosphate in vergorenen Zuckerlösungen zu lösen. Aus obiger Darstellung ist ersichtlich, daß 3-proz. Na_2HPO_4-Lösungen nach der Neutralisation unwirksam sind. Dieser Befund liefert uns ein Mittel, die Einwirkung von Phosphaten auszuschließen. Wenn man die zu untersuchende vergorene Zuckerlösung mit 3 % Na_2HPO_4 versetzt und dann neutral gemacht hat, so ist die etwa stattgefundene Steigerung der CO_2-Produktion der Weizenkeime wohl nicht durch Phosphat bewirkt. In diesen Versuchen wurden die Kontrollportionen selbstverständlich nicht in Wasser, sondern in Zuckerlösungen eingeweicht, da ein Zuckerzusatz an und für sich die CO_2-Produktion der Weizenkeime stimuliert.

Versuch 26.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g. Portion A wurde eingeweicht in einer Lösung von 5 g Traubenzucker in 100 ccm Wasser; Portion B wurde eingeweicht in einer neutral gemachten Lösung von 5 g Traubenzucker und 3 g Na_2HPO_4 in 100 ccm Wasser; Portion C wurde eingeweicht in einer der Einwirkung von Zymin unterworfenen Zuckerlösung. Zu diesem Zweck wurde ein Gemisch von 5 g Traubenzucker, 5 g Zymin[1]) und 100 ccm Wasser 5 Stunden ruhig stehen gelassen[2]), dann zum Sieden erhitzt und

1) Käufliches Präparat von A. Schroder in München.

2) Während dieser Zeit wird höchstens 1 g Glukose vergoren.

filtriert. Das blanke Filtrat wurde mit 3 g Na_2HPO_4 versetzt und mit Phosphorsäure neutral gemacht. Nach einstündigem Einweichen wurden sämtliche Portionen der Weizenkeime abfiltriert, auf Streifen von Josephpapier aufgetragen, die Papierstreifen in geräumigen U-Röhren locker verteilt und im Luftstrome belassen. Temp. 19—19°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A 5 g Glukose	B 5 g Glukose + 3 g neutr. Phosphat	C teilw. vergorene Glukoselös. + 3 g neutr. Phosphat
2	26,4	17,6	32,0
2	15,2	11,2	23,6
2	9,8	8,2	16,4
6	51,4	37,0	72,0

Vergorene Zuckerlösung hat also eine bedeutende Steigerung der CO_2-Produktion hervorgerufen, obschon durch Anwesenheit von 3 g neutralem Phosphat die stimulierende Wirkung herabgedrückt wurde, wie es an Portion B zu ersehen ist. Die Phosphatlösung von C war aber noch konzentrierter, als diejenige von B, da das Volum der vergorenen Lösung nach der Filtration nicht 100 ccm, sondern höchstens 80 ccm betrug.

Versuch 27.

Wiederholung des vorstehenden; die Lösung der Portion B wurde aber nur bis zum Eintreten der amphoteren Reaktion neutralisiert.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A 5 g Glukose	B 5 g Glukose + 3 g Na_2HPO_4 nicht vollkommen neutr.	C vergorene Glukose + 3 g Na_2HPO_4 neutr. gemacht
2	17,2	18,6	32,8
2	11,6	12,4	25,2
4	28,8	31,0	58,0

Versuch 28.

Wiederholung der beiden vorstehenden; die Lösung der Portion B wurde aber nur teilweise neutralisiert; die Alkaleszenz dieser Lösung entsprach ungefähr derjenigen der 1-proz. Na_2HPO_4-Lösung.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A 5 g Glukose	B 5 g Glukose + 3 g Na_2HPO_4, teilweise neutralisiert	C vergorene Glukose + 3 g Na_2HPO_4, neutral gemacht
2	20,4	36,4	52,6
2	16,4	22,0	39,6
4	36,4	58,4	92,2

Die soeben mitgeteilten Versuche haben es außer jeden Zweifel gestellt, daß die Einwirkung der vergorenen Zuckerlösungen auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime bei Sauerstoffzutritt nicht auf die Einwirkung der in vergorenen Lösungen vorhandenen Phosphate zurückzuführen ist, wie es L. Iwanoff[1]) irrtümlich voraussetzte. Die schwierige Frage nach dem Wesen der durch vergorene Lösungen bewirkten Steigerung der CO_2-Produktion haben wir bereits in Angriff genommen; diese Untersuchungen sollen den Inhalt einer selbständigen Mitteilung bilden. An dieser Stelle sei nur hervorgehoben, daß stimulierende Stoffe bereits im lufttrockenen Zymin vorhanden sind; die Menge dieser Substanzen scheint aber nach kurzdauernder Gärung sich zu vermehren. Folgende Versuche mögen als eine Erläuterung des Gesagten dienen.

Versuch 29.

Lösung I. 5 g Zymin wurden mit 100 ccm Wasser beim Kochen extrahiert, der Extrakt klar filtriert, mit 5 g Traubenzucker versetzt und mit Wasser auf 100 ccm aufgefüllt.

Lösung II. 100 ccm 5-proz. Traubenzuckerlösung wurden mit 5 g Zymin versetzt und 5 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht, filtriert und mit Wasser auf 100 ccm aufgefüllt.

Es wurden drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 20 g genommen. Portion A wurde eingeweicht in 100 ccm einer 5-proz. Traubenzuckerlösung, Portion B in der Lösung I und Portion C in der Lösung II. Nach einer Stunde wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Josephpapier eingetragen, in U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 18—18,5°.

1) L. Iwanoff, Biochem. Zeitschrift, 1910, Bd. 25, S. 179.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg		
	A 5-proz. Gluk.-Lös.	B Zyminextrakt + 5 %Glukose	C Zyminextrakt u. vergor. Gluk.
2	29,0	37,2	46,0
2	15,0	24,0	25,6
4	44,0	61,2	71,6

Dieses Resultat steht im Einklang mit der von einem von uns[1]) geäußerten Voraussetzung, daß intermediäre Gärungsprodukte bei der Sauerstoffatmung mit großer Energie oxydiert werden. Es kann nicht befremden, daß der Zuwachs der CO_2-Produktion von C denjenigen von B nicht sehr stark übersteigt, wenn man annimmt, daß stimulierende Stoffe aus Zucker entstehen. Im Verlaufe von 5 Stunden wird weniger als 1 g Zucker durch Zymin zersetzt, wobei zum größten Teil die Endprodukte der Gärung, namentlich Kohlendioxyd und Äthylalkohol entstehen; die Menge der gebildeten Zwischenprodukte muß also jedenfalls ziemlich gering sein. Andererseits können Zwischenprodukte der Alkoholgärung auch in dem lufttrockenen Zyminpräparat vorhanden sein, da Zymin aus gärender Hefe dargestellt wird; diese präformierten Mengen der stimulierenden Stoffe müssen also in den beiden Lösungen I und II ungefähr die gleichen sein.

Versuch 30.

Lösung I. 10 g Zymin wurden mit 100 ccm Wasser gekocht, der Extrakt filtriert, mit 5 g Traubenzucker versetzt und auf 100 ccm aufgefüllt.

Lösung II. 100 ccm 5-proz. Traubenzuckerlösung wurden mit 10 g Zymin versetzt, 5 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht, filtriert und auf 100 ccm aufgefüllt.

Es wurden drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 15 g genommen. Portion A wurde eingeweicht in 75 ccm 5-proz. Traubenzuckerlösung, Portion B in 75 ccm Lösung I und Portion C in 75 ccm Lösung II. Nach einer Stunde wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Josephpapier eingetragen, in U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 20,5—21°.

---

1) Kostytschew, Biochem. Zeitschrift, 1908, Bd. 15, S. 164; 1909, Bd. 23, S. 137; Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1910, Bd. 67, S. 116.

Zeitdauer in Stund.	A 5 % Glukose		B Zyminextrakt + 5 % Glukose		C Zyminextrakt + vergorene Glukose	
	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A
2	18,6	—	48,8	+ 168	52,0	+ 187
2	10,8	—	36,4	+ 237	44,0	+ 307
2	8,0	—	35,6	+ 345	42,4	+ 430
6	37,4	—	120,8	—	138,4	—

Versuch 31.

Lösung I. 10 g Zymin wurden mit 40 ccm Wasser ausgekocht, der Extrakt filtriert; 20 ccm Extrakt wurde mit 1 g Traubenzucker versetzt.

Lösung II. 40 ccm einer 5-proz. Traubenzuckerlösung wurden mit 10 g Zymin versetzt, 5 Stunden ruhig stehen gelassen, dann zum Sieden erhitzt und filtriert.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 10 g wurden in flache konische Kolben hineingetan. Portion A wurde übergossen mit 20 ccm einer 5-proz. Traubenzuckerlösung, Portion B mit 20 ccm Lösung I und Portion C mit 20 ccm Lösung II. Sämtliche Portionen wurden im Luftstrome belassen. Temp. 20,5—21 °.

Zeitdauer in Stund.	A 5 % Glukose		B Zyminextrakt + 5 % Glukose		C Zyminextrakt + vergorene Glukose	
	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt in % von A	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A
2	24,2	—	40,0	+ 67	39,8	+ 66
2	20,8	—	42,8	+ 106	47,6	+ 129
2	18,0	—	49,2	+ 173	56,4	+ 213
6	63,0	—	132,0	—	143,8	—

Merkwürdig ist der Umstand, daß die CO_2-Produktion von B und C in Kolben allmählich zunimmt.

Versuch 32.

Lösung I. 10 g Zymin wurden mit 100 ccm Wasser ausgekocht und der Extrakt filtriert. 50 ccm Filtrat wurden mit 2,5 g Traubenzucker versetzt.

Lösung II. Ein Gemisch von 100 ccm Wasser, 5 g Traubenzucker und 10 g Zymin wurde 20 Stunden in aller Ruhe belassen, dann gekocht und filtriert.

Drei Portionen der lufttrockenen Keime zu je 10 g. Portion A wurde eingeweicht in einer Lösung von 2,5 g Traubenzucker in 50 ccm Wasser, Portion B in 50 ccm der Lösung I und Portion C in 50 ccm der Lösung II. Nach einer Stunde wurden sämtliche Portionen abfiltriert, auf Josephpapier eingetragen, in U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 18,5—19,5°.

Zeitdauer in Stund.	A 5 % Glukose		B Zyminextrakt + 5 % Glukose		C Zyminextrakt + vergorene Glukose	
	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A	CO_2 in mg	Zunahme d. CO_2-Produkt. in % von A
2	11,4	—	32,8	+ 187	36,4	+ 219
2	6,4	—	24,4	+ 281	28,8	+ 350
2	4,4	—	23,4	+ 431	27,2	+ 518
6	22,2	—	80,6	—	92,4	—

Versuche 29, 30, 31 und 32 ergaben vollkommen übereinstimmende Resultate: Zyminextrakt mit Produkten der Zuckergärung bewirkt eine größere Steigerung der CO_2-Produktion der Weizenkeime, als Zyminextrakt mit unvergorenem Traubenzucker. In folgenden Versuchen wurde Zymingärung in reinem Wasser und in Zuckerlösung gleichzeitig in Gang gesetzt und die Einwirkung von Produkten der beiden Gärungen auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime untersucht. Es muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß auch bei der Selbstgärung des glykogenhaltigen Zymins bedeutende Mengen von CO_2 und Alkohol entstehen.

Versuch 33.

Lösung I. Ein Gemisch von 2 g Zymin und 20 ccm Wasser wurde 5 Stunden ruhig stehen gelassen, dann zum Sieden erhitzt und filtriert. Das Filtrat wurde mit 1 g Traubenzucker versetzt.

Lösung II. Ein Gemisch von 2 g Zymin, 20 ccm Wasser und 1 g Traubenzucker wurde 5 Stunden stehen gelassen, dann zum Sieden erhitzt und filtriert.

Drei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 3 g wurden in konische Kolben hineingetan. Portion A wurde übergossen mit

6 ccm einer Lösung von 1 g Traubenzucker in 20 ccm Wasser, Portion B mit 6 ccm der Lösung I und Portion C mit 6 ccm der Lösung II. Ein jeder Kolben wurde mit 0,6 ccm Toluol versetzt; nach Ablauf von 24 Stunden wurde wiederum 0,6 ccm Toluol in je einen Kolben eingegossen. Die vor den Kolben eingeschalteten Waschflaschen wurden mit Wasser und Toluol beschickt. Luftstrom; Temp. 15—18°.

Zeitdauer in Stund.	A 5 % Glukose		B Produkte der Zymingärung in Wasser + 5 % Glukose		C Produkte der Zymingärung in 5-proz. Glukoselösung	
	CO_2 in mg	CO_2-Zunahme in % von A	CO_2 in mg	CO_2-Zunahme in % von A	CO_2 in mg	CO_2-Zunahme in % von A
2	6,8	—	11,0	+ 61	11,2	+ 64
2	4,4	—	12,0	+ 172	12,8	+ 190
2	3,2	—	10,4	+ 225	12,0	+ 275
18	6,4	—	38,0	+ 494	48,4	+ 656
24	5,6	—	8,8	+ 57	12,0	+ 114
48	26,4	—	80,2	—	96,4	—

Es ist also ersichtlich, daß Zuckervergärung eine größere Menge der stimulierenden Stoffe liefert, als die Selbstgärung von Zymin. Ist aber die ganze Zuckermenge total vergoren, so läßt sich eine Mehrproduktion von CO_2 durch Produkte der Zuckervergärung nicht mehr wahrnehmen. Dieser Umstand spricht zugunsten der Annahme, daß intermediäre Produkte an der Stimulation der CO_2-Ausscheidung der Weizenkeime beteiligt sind. Nach 20 Stunden wird 1 g Glykose durch 2 g Zymin total vergoren.

Versuch 34.

Lösung I. Ein Gemisch von 2 g Zymin und 20 ccm Wasser wurde 20 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht, filtriert und das Filtrat mit 1 g Traubenzucker versetzt.

Lösung II. Ein Gemisch von 2 g Zymin, 20 ccm Wasser und 1 g Traubenzucker wurde 20 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht und filtriert.

Zwei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 3 g wurden in flache konische Kolben hineingetan. Portion A wurde übergossen mit 6 ccm der Lösung I und Portion B mit 6 ccm der Lösung II. Ein jeder Kolben wurde mit 0,6 ccm Toluol versetzt;

nach 24-stündiger Luftdurchleitung wurde wiederum 0,6 g Toluol in je einen Kolben hineingetan. Luftstrom; Temp. 16—17°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg	
	A Zymin auf Wasser + 5 % Glukose	B Zymin auf Zuckerlös. 20 Stunden
2	9,2	8,8
2	10,8	9,6
2	9,6	9,6
18	44,4	34,8
24	6,4	9,2
48	80,4	72,0

Portion B hat sogar weniger CO_2 gebildet, als Portion A. Es muß übrigens nicht außer acht gelassen werden, daß Portion B unter sonst analogen Bedingungen in einer beinahe vollkommen zuckerfreien Lösung eingeweicht worden war. Nach den früher publizierten Ergebnissen des einen von uns[1]) bewirkt aber Traubenzucker an und für sich eine bedeutende Steigerung der CO_2-Produktion der Weizenkeime.

Die beiden nachstehenden Versuche bestätigen die Ergebnisse der soeben mitgeteilten. In diesen Versuchen kamen größere Mengen von Zymin und Traubenzucker in Anwendung.

Versuch 35.

Lösung I. Ein Gemisch von 100 ccm Wasser und 10 g Zymin wurde 5 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht und filtriert. 50 ccm des Filtrates wurden mit 2,5 g Traubenzucker versetzt.

Lösung II. Ein Gemisch von 100 ccm Wasser, 10 g Zymin und 5 g Traubenzucker wurde 5 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht und filtriert. Es wurden zwei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 10 g genommen. Portion A wurde in 50 ccm der Lösung I, Portion B in 50 ccm der Lösung II im Verlaufe von einer Stunde eingeweicht. Alsdann wurden beide Portionen abfiltriert, auf Josephpapier eingetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 18,5—19°.

1) S. Kostytschew, Biochem. Zeitschrift, 1908, Bd. 15, S. 185.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg	
	A Zymin auf Wasser + 5 % Glukose	B Zymin auf Zuckerlös. 5 Stunden
2	30,4	33,2
2	25,4	29,2
2	22,4	28,0
6	78,2	90,4

Versuch 36.

Lösung I. Ein Gemisch von 10 g Zymin und 100 ccm Wasser wurde 20 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht und filtriert. 50 ccm des Filtrates wurden mit 2,5 g Traubenzucker versetzt.

Lösung II. Ein Gemisch von 20 g Zymin, 100 ccm Wasser und 5 g Traubenzucker wurde 20 Stunden ruhig stehen gelassen, dann gekocht und filtriert. Es wurden zwei Portionen der lufttrockenen Weizenkeime zu je 10 g genommen. Portion A wurde in 50 ccm Lösung I, Portion B in 50 ccm Lösung II im Verlaufe von einer Stunde eingeweicht. Alsdann wurden beide Portionen abfiltriert, auf Josephpapier eingetragen, in die U-Röhren hineingetan und im Luftstrome belassen. Temp. 16—17°.

Zeitdauer in Stunden	Kohlendioxyd in mg	
	A Zymin auf Wasser + 5 % Glukose	B Zymin auf Zuckerlösung (20 Stunden)
2	30,4	31,2
2	{ 45,2	24,0
2		23,2
6	75,6	78,4

Alle vorstehend beschriebenen Versuche beweisen, daß die Einwirkung der vergorenen Zuckerlösungen und der Zyminextrakte auf die Sauerstoffatmung der Weizenkeime mit der Einwirkung der Phosphate nicht identisch ist. Während 3- bis 4-proz. Phosphatlösungen bei neutraler Reaktion eine Hemmung der CO_2-Produktion der Weizenkeime hervorrufen, bewirken neutrale Zyminextrakte und vergorene Lösungen, deren Phosphatgehalt 3 bis 4 % erreicht, eine kolossale Steigerung der CO_2-Produktion. Die Zunahme der

gebildeten CO_2-Menge erreicht 500 bis 650 % der gesamten CO_2-Menge der Kontrollportion (auf Traubenzuckerlösung!). Eine so kolossale Stimulation der Sauerstoffatmung der Pflanzen wurde unseres Wissens nach niemals wahrgenommen und könnte gar kaum vorausgesetzt werden. Umso interessanter erscheint es, die Ursachen einer so ungemein starken Wirkung ans Tageslicht zu bringen. Untersuchungen dieser Art werden im hiesigen Laboratorium fortgesetzt. Nach den bisher gemachten Erfahrungen handelt es sich jedenfalls nicht um eine Abspaltung der locker gebundenen Kohlensäure. Auf Grund der am Anfang der vorliegenden Publikation mitgeteilten Anschauungen über die Rolle der alkoholischen Gärung beim Atmungsprozesse der Pflanzen ist es ziemlich wahrscheinlich, daß die Aufklärung der Einwirkung des Zymins auf die CO_2-Produktion der Samenpflanzen für das Studium des Mechanismus der Zuckerveratmung von Wichtigkeit sein kann.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen sich auf folgende Weise zusammenfassen.

I. Die Einwirkung der sekundären Phosphate auf die CO_2-Produktion der Weizenkeime ist im wesentlichen eine Beförderung der CO_2-Bildung durch die alkalische Reaktion. Diese Auffassung wird durch folgende Ergebnisse bekräftigt.

II. In neutraler Lösung haben Phosphatanionen eine nur sehr geringe stimulierende Wirkung, welche zudem nur in verdünnten Lösungen zum Ausdruck kommt. Neutrale 3-proz. Natriumphosphatlösung übt bereits einen hemmenden Einfluß aus.

III. Die stimulierende Wirkung der alkalischen Reaktion tritt auch ohne Zusatz von Phosphaten ein. Verdünnte Lösungen von NaHO bzw. von Na_2CO_3 bewirken eine starke Zunahme der CO_2-Produktion der Weizenkeime. NaHO-Lösung, welche der 3-proz. Na_2HPO_4 äquivalent ist, übt bereits einen hemmenden Einfluß aus, während 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung stimulierend wirkt. Die schützende Wirkung der Phosphate gegenüber Säuren und Basen hat aber bereits Wroblewski[1]) wahrgenommen. Diese Wirkung darf allerdings mit einer direkten Beeinflussung der CO_2-Produktion nicht ohne weiteres identifiziert werden.

---

1) Wroblewski, Journ. f. prakt. Chemie, 1901, Bd. 64, S. 1.

IV. Zyminextrakte und durch Zymin vergorene Traubenzuckerlösungen bewirken eine überraschend starke Zunahme der CO_2-Produktion der Weizenkeime, und zwar auch nach Zusatz von 3 % Na_2HPO_4 bei neutraler Reaktion, während 3-proz. Na_2HPO_4-Lösung an und für sich bei neutraler Reaktion bereits hemmend wirkt.

V. Zuckerlösungen, welche während kurzer Zeit (5 Std.) durch Zymin behandelt worden waren, bewirken eine stärkere Zunahme der CO_2-Produktion der Weizenkeime, als Zyminextrakte oder Produkte der Selbstgärung des Zymins in Verbindung mit Zuckergabe.

St. Petersburg. Botanisches Laboratorium der Frauenhochkurse.

Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von Beta vulgaris (Zuckerrübe).

Von

W. Ruhland.

(Aus der Kaiserl. Biolog. Anstalt zu Dahlem.)

Vorbemerkung.

Über die Inhaltsbestandteile von *Beta vulgaris*, speziell den Zucker selbst, liegt bekanntlich eine fast unübersehbar reiche, dem Botaniker vielfach schwer zugängliche, chemische und technische Literatur vor. Es erschien mir deshalb vom physiologischen Standpunkt interessant und lohnend, auf Grund dieses Materials ein Bild von dem gesamten Zuckerstoffwechsel dieser Pflanze zu entwerfen. Ein derartiger Versuch schlug indessen fehl; es war mir zu meiner Überraschung nicht einmal möglich, ein solches Bild in seinen Hauptzügen festzulegen.

Ähnliche Erfahrungen mögen die Veranlassung zu den wenigen physiologischen oder histochemischen Darstellungen gegeben haben, welche der großen Menge rein chemischer Arbeiten gegenüberstehen und deren Resultate in mancher Hinsicht wertvoll ergänzen. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß auch sie eine befriedigende Einsicht in den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta* nicht zu gewähren vermögen.

Ich hielt es aus diesen Gründen und deshalb, weil wir bisher eigentlich nur noch vom Zuckerrohr[1]) eine den Kohlenhydratstoffwechsel einer Pflanze in großen Zügen behandelnde Darstellung besitzen, für eine dankenswerte Aufgabe, durch eigene Untersuchungen an die Behandlung des Themas heranzugehen, unter

---

1) F. A. F. C. Went, Chemisch-physiologische Untersuchungen über das Zuckerrohr. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 289.

besonderer Berücksichtigung der vom physiologischen Standpunkt noch nicht oder nur unzureichend geprüften Fragen.

Damit ist die Veranlassung zur Entstehung der folgenden Zeilen gekennzeichnet.

Es erwies sich nun im Verlauf dieser Studien angesichts der vielen sich von selbst aufdrängenden Einzelfragen als immer tunlicher, zunächst einmal nur eine verhältnismäßig grob umrissene Behandlung des Themas anzustreben. Mehr bietet denn auch die folgende Darstellung nicht. Später wird sich vielleicht Gelegenheit finden, auf einige der nachstehend nur angeschnittenen, physiologisch interessanten Detailfragen ausführlicher zurückzukommen.

Ich beschränkte mich auf die Untersuchung der Wanderungs- und Speicherungsvorgänge. Die Veratmung der Kohlenhydrate wurde demgemäß — abgesehen von einigen des Invertasestudiums wegen notwendigen Versuchen zur intramolekularen Atmung — hier außer acht gelassen.

Als Versuchsobjekt dienten fast ausschließlich Zuckerrüben einer und derselben Sorte, nur ganz gelegentlich wurden auch Futter- und rote Rüben oder andere Zuckerrübensorten in die Untersuchung einbezogen.

I. Einleitung.

Die in der Zuckerrübe als Zellinhalt vorkommenden Kohlenhydrate sind, wie zur Orientierung bemerkt sei, hauptsächlich folgende:

Polysaccharid: Stärke (hauptsächlich im Perisperm des Samens, in den Blättern und öfter in dem sie tragenden Teil des Rübenkörpers [„Kopf"]).

Trisaccharid: Raffinose (in geringer Menge hauptsächlich in der Wurzel).

Disaccharide: Rohrzucker (in allen Teilen der Pflanze, hauptsächlich im eigentlichen Rübenkörper).

Maltose (in sehr geringer Menge im Blatt).

Monosaccharide: Glukose, Fruktose (in allen Teilen der Pflanze, im eigentlichen Rübenkörper nur sehr wenig).

Nur die wichtigsten unter ihnen, nämlich Rohr- und Invertzucker werden uns hier genauer beschäftigen.

Der derzeitige Stand unserer Frage ist kurz folgender: Als das erste sich bei der Photosynthese ergebende Kohlenhydrat im Blatt werden Hexosen angesprochen. Glukose und Fruktose sind in der Spreite vielfach nachgewiesen worden. Ebenso fest steht schon lange, daß im Blatt bereits verhältnismäßig nicht wenig Rohrzucker[1]) vertreten ist. Auch enthält es unter normalen Verhältnissen stets Stärke.

Zur Klarlegung der Frage der Zuckerwanderung zur Speicherungsstätte sind vielfach makro- und mikrochemische Untersuchungen angestellt worden. Was zunächst das Blatt betrifft, so hat man es in seine Bestandteile, Stiel und Spreite oder Stiel, Nerven und Spreite zerlegt und deren Preßsäfte gesondert untersucht. Es ergab sich, daß im Blatt während seiner ganzen Entwicklung der Invertzucker weit reichlicher als Rohrzucker vertreten ist. Fruktose scheint danach ferner in den Blattspreiten viel reichlicher vorhanden zu sein, als im Stiel, woselbst die Glukose vorzuherrschen beginnt. Im unteren Abschnitt der Stiele soll dann eine weitere Abnahme der Fruktose bei annähernd gleichem Glukosegehalt stattfinden.

Diese Angaben rühren größtenteils von Lindet[2]) her. Seine Resultate wurden durch die Pellets[3]) insofern bestätigt, als auch er in Blättern (Stiel und Spreite) bedeutend mehr Invert- als Rohrzucker fand. Ferner scheint auch nach Pellet im Invertzucker des Blattstiels mehr Glukose und weniger Fruktose als in dem der der Spreite enthalten zu sein.

Bestimmte physiologische Schlüsse über den bei der Assimilation zuerst entstehenden Zucker, die Form, in der die Wanderung vor sich geht, die etwaigen Umwandlungen desselben hierbei, hat Lindet im allgemeinen zu ziehen vermieden.

Dagegen geschah dies neuerdings vornehmlich auf Grund mikrochemischer Untersuchungen, welche die Lokalisation der einzelnen Zuckerarten in den Blatteilen von *Beta* zum Gegenstand hatten[4]).

---

1) Vgl. z. B. Girard, Compt. rend., 97, 1883, S. 1305, sowie die noch älteren Arbeiten von Déhérain, Corenwinder, Contamine usw.

2) Sur la présence du dextrose et du lévulose dans les feuilles de betteraves. Annales agronomiques, XXVI, 1900, S. 103. Vgl. auch Zeitschr. Ver. f. Rüben-Zuck.-Ind., XXXVII, 1900, S. 28.

3) Bull. de l'Assoc. des Chim. de sucr. etc., XVII, 1900, p. 770. Ref. in Öst.-ungar. Zucker-Zeitschr., 1900, S. 610.

4) S. Strakosch, Ein Beitrag zur Kenntnis des Kohlenhydratstoffwechsels von *Beta vulgaris* (Zuckerrübe). Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Wien, I. Abt., 1907, S. 855.

Da uns die einschlägige Literatur weiter unten noch genauer beschäftigen wird, genüge hier der Hinweis, daß diese Untersuchungen mit Hilfe der von Grafe[1]) und Senft[2]) für mikrochemische Zwecke abgeänderten Osazon-Methode von E. Fischer ausgeführt wurden.

Strakosch findet mit Hilfe dieser Methode in Zuckerrübenblättern, die um 4 Uhr nachmittags gepflückt waren, in der Nähe der Blattränder nur Glukose, im übrigen Mesophyll der Spreite Glukose neben sehr wenig Rohrzucker, im Mittelnerv Rohrzucker und Fruktose und im Blattstiel Rohrzucker, Maltose, Glukose und Fruktose. Der Rohrzuckergehalt wächst vom Blattrand zur Mitte der Spreite und von dort abwärts, um im Blattstiel am größten zu sein. (Diese Befunde stehen also größtenteils im vollen Widerspruch zu denen Lindets.)

Die Frage, in welcher Form der Zucker aus den assimilierenden Organen in die Rübenwurzel[3]) wandert, hat in den letzten Jahren eine Reihe von Bearbeitern gefunden, die — im Gegensatz zu den älteren Vermutungen von De Vries[4]), welcher an Invertzucker gedacht hatte, — übereinstimmend zu dem Schluß gelangten, daß dies der Rohrzucker selbst sein müsse, der hiernach also nicht erst im Speicherorgan aus Wanderstoffen anderer Art gebildet zu werden brauchte.

Eine derartige Vermutung war bereits von Czapek[5]) ausgesprochen. Strakosch glaubte durch seine oben erwähnten Befunde sowie die mit Hilfe der gleichen Methode gewonnenen Resultate von Beschattungsversuchen[6]) die Richtigkeit der Czapekschen Hypothese erwiesen zu haben. In gleichem Sinne sprachen sich Briehm und Strohmer[7]) auf Grund von Analysen abnorm gewachsener, nämlich verlängerter oberirdischer Laubsprosse von Zuckerrübenpflanzen aus, wo Invertzucker vermißt wurde. Endlich hat sich

---

1) Studien über den mikrochemischen Nachweis verschiedener Zuckerarten in den Pflanzengeweben mittels der Phenylhydrazinmethode. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Wien, CXIV, 1905.

2) Über den mikrochemischen Zuckernachweis durch essigsaures Phenylhydrazin. Ebenda, CXIII, 1904.

3) „Wurzel" hier wie im folgenden, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, nicht in streng morphologischem Sinne, sondern inkl. Hypokotyl verstanden.

4) Wachstumsgeschichte der Zuckerrübe. Landw. Jahrb., VIII, 1879, S. 417.

5) Biochemie der Pflanzen, Bd. I, S. 375.

6) Über den Einfluß des Sonnen- und diffusen Tageslichtes auf die Entwicklung von *Beta vulgaris.* Öst.-ung. Zeitschr. f. Zuck., 35, 1906, S. 1.

7) Österr.-ung. Ztschr. f. Zuck., 35, 1906, S. 23.

jüngst Stephani[1]), der die Zuckerverhältnisse in den unterirdischen Teilen während der ersten Vegetationsperiode (und des Lagerns) quantitativ analytisch untersuchte, dieser Ansicht angeschlossen.

Die Rübenwurzel würde demnach also den fertig gebildeten Rohrzucker zugeführt erhalten. Sie enthält jedenfalls, wie verschiedentlich, besonders auch von Stephani festgestellt wurde, von Anfang bis zu Ende der ersten Vegetationsperiode neben Rohrzucker regelmäßig nur sehr geringe Mengen Invertzucker. Strohmer leugnet im Gegensatz zu den meisten anderen Autoren, daß in der Wurzel überhaupt Invertzucker enthalten sei.

Die Verteilung des Rohrzuckers in den einzelnen Partien der Wurzel ist von den Zuckerchemikern häufig studiert worden. Es kommen gewisse Unterschiede vor, nach denen zuckerreichere und -ärmere Partien unterschieden werden; doch können wir von diesen Verhältnissen hier absehen, da sich im folgenden keine weiteren physiologischen Erörterungen daran anknüpfen werden.

Eine ziemlich alte Erfahrung aus der Praxis, für die hier keine literarischen Belege notwendig sind, ist es, daß während der Winterruhe außer durch Veratmung ein gewisser, meist sehr geringer Verlust an Rohrzucker auch durch nachträgliche Bildung von Invertzucker einzutreten pflegt, welcher durch seinen nachteiligen Einfluß auf das Kristallisieren des Rohrzuckers mitunter bei der Fabrikation lästig empfunden wird.

Die interessante Frage, in welcher Form der Zucker beim Austreiben der Rüben in der zweiten Vegetationsperiode in die jungen oberirdischen Organe einwandert, ist — im Gegensatz zur Wanderung bei der Speicherung — in der Literatnr fast gar nicht oder nur beiläufig erörtert worden. Meist nimmt man stillschweigend als selbstverständlich an, daß die Wanderung in Form von Rohrzucker erfolgt. Zu erinnern ist hier aber an die bekannten Untersuchungen von Puriewitsch[2]) über Entleerung von Reservestoffbehältern, welcher u. a. auch Zuckerrüben in den Bereich seiner Versuche zog und als Exosmoseprodukte neben geringen Rohrzuckerspuren vor allem Invertzucker auffand.

Die jüngsten Sprosse des zweiten Jahrganges enthalten jedenfalls zunächst erhebliche Invertzuckermengen. Das gilt insbesondere

1) Untersuchungen über reduzierenden und nicht reduzierenden Zucker in den *Beta*-Rüben während des Wachstums und der Lagerung. Kühn-Archiv, I, 1911, S. 108.

2) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 1.

auch von Sprossen, die im Dunkeln ausgetrieben waren, wie Lindet (a. a. O.) feststellte.

Es kommt nicht selten vor, daß eine Rübe, wenn ihr Gelegenheit dazu gegeben wird, und wenn sie ihr Dickenwachstum fortsetzt, auch im dritten Jahre und sogar noch öfter blüht und fruchtet. In diesen Fällen finden ganz entsprechende Zuleitungen und Speicherungen wie im ersten Jahre statt. Im übrigen dauert die Abwanderung aus ihr bis zur Samenreife an. Von dem sog. „Samenstengel" d. h. den blütentragenden Langsprossen gibt Lindet an, daß er ziemlich viel Rohrzucker enthalte.

Über die Reservestoffe des Samens haben wir Angaben von Stoklasa[1]), der im Embryo Rohrzucker in „kleinen Mengen" fand, während von anderer Seite[2]) hiervon nichts erwähnt wird. Es ist aber nicht zu bezweifeln, daß die Stärke des Perisperms das einzige wesentliche Reservekohlenhydrat unter den hier zu betrachtenden für den Embryo darstellt (nach Stoklasa 37,31 % des von der Testa befreiten Samens).

II. Experimenteller Teil.

A. Die Invertase.

Unsere Kenntnisse von der Invertase bei *Beta*, über die hier einige Angaben vorausgeschickt werden mögen, sind, wie überhaupt von den Invertasen höherer Pflanzen, recht mangelhaft. Wir haben eigentlich kaum mehr als eine Reihe von Angaben, daß die Auszüge gewisser Pflanzenorgane invertierende Wirkung haben. Gonnermann[3]) hat das Verdienst, die ersten Versuche über die vor ihm nur theoretisch geforderte Invertase der Zuckerrübenpflanze angestellt zu haben. Auch Stoklasa hat sich auf Grund eigner Untersuchungen über *Beta*-Invertase geäußert.

Gonnermann gibt nach seinen Untersuchungen Invertase in den Samen, Blättern und Wurzeln an. Man findet bei ihm auch ein Verfahren zur Darstellung eines wirksamen Enzympräparates beschrieben. Ich bin mit diesem Verfahren trotz vielfach wiederholter Versuche so wenig glücklich gewesen, daß es nicht gelingen wollte, hiernach aus einem der Organe der Pflanze eine Invertase

1) Zeitschr. f. d. Zucker-Ind. in Böhmen, 1899/1900, S. 557.

2) Vgl. z. B. Pellet u. Liebschütz, Compt. rend., Paris, Bd. 90, 1880, S. 1363.

3) Entstehung des Zuckers in der Rübe. Zeitschr. Ver. Zuck.-Ind., 38, 1898, S. 667.

zu erhalten. Leider stehen meine Erfahrungen auch sonst zu denen Gonnermanns im Widerspruch[1]). Stoklasa hat besonders die Invertase im Zusammenhang mit der intramolekularen Atmung betrachtet, worauf weiter unten (S. 245) zurückzukommen sein wird.

Das nach manchen vergeblichen Versuchen schließlich von mir zur Darstellung eines hydrolytisch wirksamen Produktes mit Erfolg benutzte Verfahren entspricht ungefähr dem schon früher von Zulkowski und König für die Hefe angewendeten. Als das geeignetste Ausgangsmaterial erwiesen sich Blattstiele und -mittelnerven. Eine möglichst große Menge von Material wurde in einer Climax-Mühle gemahlen, mit Sand zerrieben, ausgepreßt und der Saft sofort sehr reichlich mit Alkohol versetzt. Dieser wurde nach Absetzen des Niederschlages abgehoben und der Rest abfiltriert. Der Niederschlag wurde auf dem Filter sogleich mit Alkohol absol. und Äther gewaschen, am nächsten Tage pulverförmig zerrieben und zur möglichsten Verjagung des Alkohols bei 40° C im Trockenschrank unter gewöhnlichem Druck zwei bis drei Stunden getrocknet. Das so gewonnene schwarze Pulver erwies sich bei Vorversuchen als kräftig invertasisch wirksam. Obwohl somit bereits die Existenz eines wasserlöslichen[2]) Enzyms dargetan war, wurde das Präparat einer weiteren Reinigung unterzogen. Es wurde zunächst mit sehr viel Wasser (allmählich unter Reiben im Mörser zugesetzt) aufgenommen, und das Ganze 48 Stunden stehen gelassen. Darauf wurde vom Ungelösten dekantiert und mit Äther ausgeschüttelt, wobei sich an der Grenze der Flüssigkeiten eine froschlaichartige Masse ansammelt, die im Scheidetrichter abgeschieden, in Wasser gelöst und wiederum mit sehr viel Alkohol ausgefällt wurde. Der Niederschlag wurde analog wie der bei der ersten Ausfällung er-

---

1) So habe ich mich z. B. niemals von invertasischen Fähigkeiten der Samen überzeugen können, die G. behauptet. Ohne in eine weitere Diskussion der übrigens schon sprachlich etwas seltsam anmutenden G.schen Darstellung eintreten zu wollen, sei noch erwähnt, daß sie durchaus vom Standpunkt des Chemikers verfaßt ist und viele unbewiesene und physiologisch unhaltbare Behauptungen enthält. Hierzu gehört z. B. — um nur etwas aufs engste mit den folgenden Zeilen Zusammenhängendes herauszugreifen — der a priori aufgestellte Satz, daß der Gehalt an einem Enzym mit dem Wachstum des Pflanzenkörpers größer werden müsse! Gerade bei der Rübeninvertase trifft, wie meine Untersuchungen zeigen, dieser Satz nicht zu.

2) Bei Hefe von *Monilia candida* und in der unreifen Dattel gelingt es bekanntlich trotz hoher invertasischer Kraft des Materials nicht, diesem eine wasserlösliche Invertase zu entziehen. Vinson, Journ. Amer. Soc. 30, Nr. 6; E. Fischer u. Lindner, Ber. Deutsch. Chem. Ges., 28, S. 3034 und Zeitschr. f. phys. Chem., 26, 1898, S. 77.

haltene gewaschen, zerrieben und getrocknet. Es ergab sich ein graues Pulver, das z. B. in folgendem Versuch seine Wirksamkeit zeigte:

Versuch 1[1]. 200 ccm eines Rübenwurzelpreßsaftes, der die Drehung + 23,8° im 200 mm-Rohr des Mitscherlichschen Halbschatten-Apparates zeigte, wurden mit einer geringen Menge des Pulvers versetzt (A). Eine Parallelprobe (B) erhielt einen Enzymzusatz, der mit wenig destilliertem Wasser angesetzt, im Laufe einer Stunde wieder annähernd zur Trockene eingedampft worden war. Beide Proben wurden mit Toluol versetzt und im Brutschrank bei + 34° C im verschlossenen Erlenmeyerkolben stehen gelassen. Reaktion in beiden sehr schwach sauer.

	A	B
Ursprüngliche Drehung . .	+ 23,8°	+ 23,6°
Nach 24 Stunden	+ 21,3°	+ 23,6°
„ 10 Tagen	+ 1,8°	+ 23,5°

Für andere Organe der *Beta*-Pflanze, in denen ich invertasische Fähigkeiten festgestellt hatte, begnügte ich mich zum generellen Nachweis der Existenz eines löslichen Enzyms mit der ersten Alkoholfällung des Preßsaftes. Da diese Probe in solchen Fällen immer positiv ausfiel, wurden weiterhin nur noch die Veränderungen im Gehalt der lebenden Pflanzenteile oder des Preßsaftes an Invertzucker unter Berücksichtigung des Gesamtzuckergehaltes oder aber die Wirkung von Preßsäften, welche eventuell noch unter Druck durch Pukall-Filter gegangen waren oder von Organbrei auf Rohrzuckerlösungen von bekanntem Gehalt geprüft und hierfür überall die Wirkung eines löslichen Enzyms vorausgesetzt. Zur Methodik dieser Untersuchungen noch folgendes:

Zur Herstellung von Preßsaft nach gehöriger Zerkleinerung des Materials wurde eine größere Handpresse benutzt, da die umständlichere Anwendung besonders hoher Drucke mittels der hydraulischen Presse keine Vorteile versprach. Der Preßsaft wurde stets durch Toluol konserviert. Chloroform schädigt die Invertase sehr merklich. Es wurde in mit Kork verschlossenen Erlenmeyerkolben im Brutschrank meist bei + 33 bis 35° C weiter beobachtet.

---

1) Es wird hier und im folgenden, soweit nicht anders bemerkt, nur eine knappe Auswahl von typisch verlaufenen Versuchen mitgeteilt. Dieselben sind fortlaufend numeriert.

In der Literatur wird meist etwa + 50° C als Optimaltemperatur für die Wirkung von Invertasen angegeben, doch ist im vorliegenden Falle bei längeren Versuchen Schädigung des Enzyms bei so hohen Temperaturen unverkennbar.

Besonders zu beachten ist die Reaktion des Preßsaftes bzw. der Untersuchungsflüssigkeit. In alkalisch reagierender Lösung ist Invertase nicht wirksam. Henri[1]) und seine Mitarbeiter fanden bei ihren Untersuchungen über den elektrochemischen Charakter der Invertase von Helix pomatia an sorgfältig dialysierten Lösungen, deren spezifische Leitfähigkeit nicht größer als $12 \cdot 10^{-6}$ war, daß das Enzym zur Anode wanderte. Dasselbe stellte unabhängig von jenen Michaelis[2]) bei seinen Überführungsversuchen mit unpolarisierbaren Elektroden fest. Die Invertase wanderte auch hier, sogar unabhängig von der Reaktion des Mediums, zur Anode, ist also eine ausgesprochene Säure. Hierzu stimmen auch die vom selben Verfasser mit Ehrenreich[3]) studierten Adsorptionserscheinungen.

So versteht es sich von selbst, daß man Invertase stets in neutraler oder schwach saurer Lösung zu prüfen hat. Für quantitative Untersuchungen ist weiterhin eine genaue Messung der H^+-Ionenkonzentration der Lösung unerläßlich. Schätzungen über den Enyzmgehalt allein nach der Reaktionsgröße sind durchaus unzulässig.

Es versteht sich danach von selbst, daß im folgenden die Reaktion nirgends unbeachtet gelassen wurde. Es bedarf aber andrerseits der Begründung, weshalb zahlenmäßige Messungen der H^+-Ionenkonzentrationen unterblieben sind. Solche stoßen leider im vorliegenden Falle auf außergewöhnliche Schwierigkeiten.

Titrationen sagen selbstverständlich über den Gehalt an „aktuellen“ H^+-Ionen, der hier allein in Frage kommt, nichts aus. Diejenigen Methoden, welche auf der Messung solcher Reaktionen beruhen, deren Geschwindigkeiten proportional der H^+-Ionenkonzentration der Versuchsflüssigkeit verlaufen, konnten nicht benutzt werden, da die in Frage kommenden Konzentrationen zu schwache sind und vor allem, weil es sich hier um komplizierte Gemische („Neutralsalzwirkung“ usw.!) handelte.

---

1) Bierry, Henri et Schaeffer, Étude du transport électrique des ferments solubles. Soc. de Biol., 1907, S. 296.

2) Biochem. Zeitschr., Bd. 16, 1909, S. 81

3) Ebenda, Bd. 10, 1908, S. 299.

Was die schöne, von S. P. L. Sörensen[1]) so sorgsam ausgearbeitete kolorimetrische Methode anbelangt, die in Zukunft gerade für physiologische Zwecke zweifellos noch sehr wichtig werden wird, so mußte auch sie leider hier ausscheiden, da bekanntlich sämtliche Organpreßsäfte von *Beta* an der Luft unter Sauerstoffaufnahme rasch dunkeln. Es ist nun zwar möglich, durch rasches Auspressen und Filtrieren durch Pukall-Filter unter Sauerstoffabschluß klare, ungefärbte Preßsäfte zu erhalten, doch waren die auf diese recht umständliche Art gewonnenen Mengen bei weitem zu gering für ein rationelles Arbeiten. Betreffs der Anwendbarkeit der elektrometrischen Messungen mittels Wasserstoffelektroden („Gaskettenmethode“) sei ebenfalls auf die Ausführungen von Sörensen verwiesen.

Für meine Zwecke genügte es, durch Vergleiche der Farbenänderungen einiger empfindlicher Farblösungen durch die Versuchsflüssigkeiten und Lösungen von bekanntem H^+-Gehalt, einen ganz ungefähren Anhalt zu gewinnen. In diesem Sinne gebrauche ich schätzungsweise die Bezeichnungen:

„stark sauer“ für etwa $C_H > 1{,}5 \cdot 10^{-4}$
sauer „ „ $C_H > 10^{-4}$
schwach sauer „ $0{,}8 \cdot 10^{-7} < C_H < 10^{-4}$

Diejenige maximale Wasserstoff-Ionenkonzentration in meinen Rohrzuckerlösungen, bei welcher in diesen bei der Versuchstemperatur von + 32 bis 34° C und mehrwöchentlicher Einwirkung keine Inversion durch den H^+-Gehalt allein eintrat, betrug, wie entsprechende Messungen lehrten, annähernd $C_H = 3 \cdot 10^{-4}$ oder in einem von Herrn Dr. Ludwigs mit Chlorwasserstoffsäurelösungen in doppelt destill. Wasser ausgeführten Versuch $C_H = 2 \cdot 10^{-4}$. Wir dürfen deshalb schließen, daß in neutralen und allen sauren Lösungen mit niedrigeren C_H-Werten, in denen Inversion zu beobachten ist, eine Invertase wirksam ist.

Durch eine Reihe von Versuchen wurde nun Näheres über die Verteilung der Invertase in der Pflanze ermittelt. Nachdem zunächst die Versuche, aus Samen das Enzym zu gewinnen, fehlgeschlagen waren, wurden folgende Versuche gemacht:

Versuch 2. Mit Toluol am 3. Oktober versetzter Preßsaft einer ausgewachsenen Zuckerrübe von der Drehung + 18,17°

---

1) Biochem. Zeitschr., Bd. 21, 1909, S. 131. Dort näheres über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Invertasewirkung („Wasserstoffionenexponent“).

(Reaktion schwach sauer) änderte seine Drehung im Brutschrank bei 32° C während einer Woche nicht. Am 10. Oktober wurde er in drei Teile zu je 100 ccm geteilt. Teil:

A erhielt 2 g in der Reibschale fein gemahlenes Rübensamenpulver beigefügt;

B erhielt ebensoviel Rübensamenpulver, das jedoch vorher eine Stunde lang in wenig Wasser auf 100° C erhitzt worden war;

C blieb ohne Zugabe.

Die Polarisationen ergaben weiter:

	A	B	C
18. Okt.	+ 18° 15′	+ 18° 13′	+ 18° 17′
22. „	+ 18° 15′	+ 18° 13′	+ 18° 17′

Versuch 3. Eine Rohrzuckerlösung in Wasser wurde in drei Teile zu je 150 ccm geteilt, von denen A, B und C die entsprechenden Zugaben wie bei Versuch 2 erhielten. Alle drei Teile wurden vorsichtig mit H_2SO_4 auf schwach saure Reaktion gebracht und mit Toluolzusatz in den Brutschrank von 32° C am 29. Oktober gebracht. Polarisation:

	A	B	C
29. Okt.	+ 19° 50′	+ 19° 45′	+ 19° 52′
9. Nov.	+ 19° 50′	+ 19° 45′	+ 19° 52′

Zu A wurde am 10. November eine kleine Menge einer aus Blattstielen bereiteten Invertase zugesetzt. Polarisation:

	A	B	C
18. Nov.	+ 3° 15′	+ 19° 43′	+ 19° 50′

Derartige Versuche taten also die Abwesenheit von Invertase in den Samen dar. Ganz anders verhält sich die junge Keimpflanze.

Versuch 4. 6 g etwa eine Woche alter Keimlinge wurden mit reinem Quarzsand zerrieben und in zwei gleiche Teile geteilt, von denen einer unter geringer Wasserzugabe auf dem Dampfbad eine Stunde lang erhitzt worden war. Als Untersuchungsflüssigkeit dienten je 150 ccm Rohrzuckerlösung. Entsprechende Bezeichnungen und Behandlung wie oben. Polarisationen:

	A	B	C
6. Dez.	+ 17,6°	+ 17,5°	+ 17,7°
19. „	— 3,6°	+ 17,2°	+ 17,7°

Reaktionen am 19. Dezember überall ziemlich „neutral". Dieselbe Wirkung der zerriebenen Keimpflanzen ist auf Wurzelpreßsaft zu konstatieren.

Es ist also in den Keimpflanzen Invertase enthalten. Zur Frage der Verteilung des Enzyms in der Keimpflanze wurde folgender Versuch angestellt:

Versuch 5. Einige Tage alte Keimlinge wurden gewaschen und in Kotyledonen (K), hypokotyles Glied (H) und Wurzel (W) zerlegt. Von jedem wurden 1,7 g fein zerrieben, in je 100 ccm Rohrzuckerlösung gebracht und nebst einer gleichen Menge Kontrolllösung (ohne Zusatz) (C) unter Beifügung von Toluol bei + 30° C im Thermostaten stehen gelassen. Polarisationen:

	K	H	W	C
22. Dez.	+ 17,8°	+ 17,6°	+ 17,6°	+ 17,8°
23. „	+ 17,1°	+ 15,9°	+ 16,4°	+ 17,8°
27. „	+ 13,1°	+ 10,7°	+ 12,2°	+ 17,8°

Reaktion am 27. Dez. überall annähernd „neutral".

Die Invertase ist also im ganzen Keimling verteilt. Aus dem Preßsaft der Keimpflanzen kann nach dem oben angegebenen Verfahren ein wirksames Präparat erhalten werden.

In ähnlicher Weise, wie es hier für die Keimpflanzen etwas genauer beschrieben wurde, läßt sich der Nachweis der Invertase auch in allen Teilen des Laubes vom Erscheinen desselben an und zu allen Jahreszeiten führen.

Abweichend liegen die Verhältnisse in der Wurzel, die an dieser Stelle nur ganz kurz behandelt werden mögen, da sie im nächsten Abschnitt noch genauer zu besprechen sind. Während z. B. Preßsäfte von 2½ Monate alten Wurzeln (ohne die Seitenwurzeln) rasche Rohrzuckeraufspaltung zeigen (Drehung am 15. Juni + 11,2°, am 29. Juni — 2,1°), wird diese bei älteren Wurzeln, trotz anscheinend gleicher Azidität des Saftes, bedeutend schwächer. Bereits in etwa 3½—4 Monate alten Wurzeln ist sie, abgesehen von den offenbar invertasereicheren jüngsten Cambialzonen und den Nebenwurzelstreifen[1]) vielfach kaum noch merklich, doch pflegt ein völliges Erlöschen der Inversionskraft der Preßsäfte meist erst gegen Ende der Vegetationszeit einzutreten.

---

1) Die Seitenwurzeln bei *Beta* treten bekanntlich entsprechend dem diarchen Bau des primären Zentralstranges in zwei gegenüberliegenden Längsstreifen an der Hauptwurzel auf.

Bei Untersuchung dieser Preßsäfte, namentlich von der nahezu oder ganz ausgewachsenen Wurzel ist die Reaktion besonders zu beachten. Sie sind anfangs selten gleich deutlich sauer, meist mehr oder weniger amphoter, um fast stets nach kurzer Zeit (4—10 Tagen) ausgesprochen sauer zu werden, infolge autolytischer Prozesse, die sich auch durch oft ziemlich auffällige Änderungen in der Farbe (z. B. anfangs schwarzgrau, später bernsteinfarben bis hellgelb), der Durchsichtigkeit (anfangs undurchsichtig, später häufig ganz durchsichtig) usw. dokumentieren. Welcher Art diese Prozesse sind, habe ich nicht näher untersucht. Selbstverständlich war Wachstum von Mikroorganismen durch die Anwesenheit des Toluols ausgeschlossen. Dieselben Veränderungen zeigten sich übrigens auch, wenn zu einer Parallelprobe des Preßsaftes statt Toluol Chloroform zugegeben wurde. Die stärkste Azidität pflegt sich durch klares und gelbliches Aussehen des Preßsaftes kund zu geben. In Anbetracht der bedeutenden Beschleunigung der Invertasewirkung durch den Säurewasserstoff zeigt das Konstantbleiben der Drehung um so deutlicher die Abwesenheit der Invertase an. Aus den zahlreichen analogen Versuchen führe ich nachstehend nur den folgenden an.

Versuch 6. Zuckerrübenpreßsaft; Reaktion schwach sauer. Temp. + 32,5°. Polarisationswerte:

3. Okt.	6. Okt.	10. Okt.	15. Nov.
+ 18,5°	+ 18,5°	+ 18,4°	+ 18,3°

Am 16. November wurde eine geringe Menge Invertase aus Rübenblattstielen zugesetzt. Die weiteren Polarisationen ergaben:

16. Nov.	18. Nov.	23. Nov.	1. Dez.
+ 18,3°	+ 16,0°	+ 7,8°	— 8,7°

In manchen Fällen beobachtet man dagegen im Preßsaft der ausgewachsenen Wurzel eine spontane Rohrzuckerspaltung, wie z. B. der folgende Versuch zeigt:

Versuch 7. Zuckerrübenpreßsaft, wie oben behandelt. Die Polarisationen ergaben:

31. Dez.	2. Jan.	3. Jan.
+ 17,0°	+ 14,4°	+ 10,2°

Der Saft war gleich nach dem Pressen gelblich, am 3. Januar ganz durchsichtig und gelb, stark sauer reagierend. Die H^+-Kon-

zentration mochte etwa $C_H = 10^{-3}$ betragen haben. Da infolgedessen die Vermutung, daß es sich um eine reine Wasserstoffionenwirkung handle, nahe lag, wurde der Saft in drei Teile zu je 125 ccm geteilt, von denen A ohne Zusatz blieb; B erhielt eine Zugabe von gepulvertem Calciumkarbonat in Überschuß, C die gleiche Menge $CaCO_3$, aber außerdem eine kleine Menge *Beta*-Invertase. Die weiteren Polarisationswerte waren folgende:

	3. Jan.	6. Jan.	9. Jan.
A	+ 10,2°	+ 2,4°	— 6,7°
B	+ 10,2°	+ 10,2°	+ 10,2°
C	+ 10,2°	+ 3,8°	— 5,1°

Es handelte sich sonach hier tatsächlich um reine H-Ionenwirkung. In ganz vereinzelten und seltenen Fällen nur tritt in der ausgewachsenen Wurzel auch Invertase auf.

Versuch 8. Preßsaft, wie oben behandelt. Polarisationswerte:

4. Nov.	7. Nov.	9. Nov.
+ 21,8°	+ 18,2°	+ 16,6°

Der Preßsaft reagierte sauer.

Am 9. November wurde der Preßsaft in zwei Hälften geteilt, deren eine (B) mit $CaCO_3$ neutralisiert wurde, während die andere (A) unverändert blieb. Die weiteren Polarisationen ergaben:

	9. Nov.	12. Nov.	15. Nov.	25. Nov.
A	+ 16,6°	+ 13,1°	+ 8,3°	— 5,8°
B	+ 16,6°	+ 15,1°	+ 13,7°	+ 8,4°

In B findet also ebenfalls merkliche Aufspaltung statt, wenn sie auch wegen der geringeren H^+-Konzentration langsamer als in A verläuft. Dieses überraschende Resultat veranlaßte mich, der Frage der Lokalisation der Invertase näher zu treten.

Da in Anbetracht der Seltenheit solcher Fälle ein Suchen bei einzelnen Rüben aussichtslos erschien, wurde zu wiederholten Malen eine größere Anzahl derselben (meist je 25) zusammen ausgepreßt und untersucht, da auch nur eine einzelne invertasehaltige Rübe sich durch ihre Wirkung auf den Gesamtsaft verraten mußte.

Von diesen Versuchen wurde eine Serie so ausgeführt, daß die Wurzeln in „Hals“ (Hypokotyl), Nebenwurzelregionen, die zwischen diesen liegenden beiden äußeren Partien („Backen“) und Inneres zerlegt wurden. In einem einzigen Falle (Beginn: 15. Jan.)

bei dieser Serie trat rein invertasische Zuckerspaltung auf, und zwar gleichmäßig in allen verschiedenen Teilen, mit Ausnahme des „inneren“ Gewebes.

In einer anderen Serie wurden infolgedessen die Wurzeln nur geschält, und zwar sehr dünn, und darauf diese „Schale“ und das innere Fleisch gesondert ausgepreßt. Auch unter diesen Versuchen wurde in einem Falle (Beginn: 31. Januar) invertasische Spaltung beobachtet, und zwar lediglich in der „Schale“, welche die äußersten (jüngsten) Cambialzonen enthielt. Auf die Anführung der Polarisationszahlen sei der Kürze halber hier verzichtet.

Als Regel bleibt demnach bestehen, daß eine nennenswerte Rohrzuckeraufspaltung in den Säften der erwachsenen Wurzel im Gegensatz zu den jüngeren Stadien nicht eintritt. Bezüglich der weiteren Folgerungen sei auf den nächsten Abschnitt verwiesen.

In einem gewissen Gegensatz zu diesen Feststellungen lehren schon ältere Beobachtungen, daß während der Winterruhe (Lagerung) doch eine gewisse Inversion nicht ganz fehlt. Hierbei ist freilich zweifelhaft, inwieweit sich die älteren Angaben auf wirklich gesunde und völlig unverletzte Wurzeln beziehen (vgl. hierüber S. 241). Es seien deshalb hierfür nur die neuesten, mit besonders sorgfältiger Berücksichtigung der Fehlerquellen ausgeführten Analysen Stephanis[1]) erwähnt, welcher für Zuckerrüben folgende Zahlenangaben macht:

	25. Okt.	9. Dez.	20. Jan.	4. März	15. April
Gesamtzucker . .	16,56 %	16,60 %	16,17 %	15,72 %	15,35 %
Invertzucker . .	0,108	0,167	0,302	0,465	0,728

Man sieht, daß es sich allerdings um sehr geringe Werte handelt. Inwieweit diese Inversion etwa durch die normale Atmung bedingt ist, lasse ich dahingestellt. Nach meinen oben mitgeteilten Erfahrungen möchte der Gedanke, daß es sich hierbei nur um Wirkungen saurer Zellsäfte handelt, doch annehmbar erscheinen (vgl. auch S. 236).

Eine weitere, sich erhebende Frage ist die, ob das Fehlen invertasischer Eigenschaften als dauernde Eigentümlichkeit der Zellen des fertigen Speicherorgans anzusehen ist. Die Antwort lautet, daß im normalen Verlauf der Weiterentwicklung der Pflanze, also beim Wiederaustreiben und in der ganzen zweiten Vegetationsperiode

1) A. a. O., S. 176, Tabelle XVII.

keine merkliche Neubildung von Invertase in den Wurzelzellen einsetzt. Preßsäfte aus solchen Wurzeln zeigen also keine Aufspaltung, und zwar, wie meine Versuche lehrten, auch dann nicht, wenn die Rüben in angemessenen Zwischenräumen zu öfteren Malen ihrer gesamten Blätter beraubt und immer wieder zum Austreiben veranlaßt worden waren. Dagegen sind junge Nebenwurzeln, wie das Laub invertasehaltig.

Bezüglich der interessanten Frage, ob nicht unter besonderen Bedingungen auch die Zellen der ausgewachsenen Wurzel zur Invertasebildung befähigt sind, wäre hier nur an die schon auf S. 205 kurz erwähnten Studien Stoklasas[1]) über die intramolekulare Atmung der Zuckerrüben zu erinnern, wo sich eine Reihe zahlenmäßiger Angaben darüber findet, daß der Zerlegung des Zuckermoleküls in Alkohol und Kohlensäure hier ebenso wie bei der Hefegärung die Aufspaltung des Rohrzuckers in Invertzucker vorangeht. Diese Angabe ist sogar so ziemlich die einzige über *Beta*-Invertase, welche in die weitere enzymologische Literatur übergegangen ist. Oppenheimer (a. a. O. S. 39) sagt z. B.: „Die Zuckerrübe enthält ebenfalls Invertase, sie ist in ihr von großer biologischer Bedeutung, da die Rübe bei anaerober Atmung die Glykose vergärt, die aus dem Rohrzucker durch Invertase gebildet werden muß.“ Näheres über diese Frage findet sich im Abschnitt B, c.

Wenn wir zum Schluß noch erwähnen, daß auch alle Teile der blütentragenden Langtriebe invertasehaltig sind, so ist damit das Wichtigste über die Verbreitung des Enzyms in großen Zügen gesagt.

Versuch 9. Je 3 g der Hauptachse (A), der Blätter (B) und der jungen Blüten (C) werden mit Sand zerrieben und zu je 250 ccm einer Rohrzuckerlösung zugesetzt, welche unter Toluolzusatz bei + 32,5° C weiter beobachtet wird. In A′, B′ und C′ sind dieselben Quanten Substanz, bevor sie der Zuckerlösung zugesetzt wurden, 1 Stunde auf 100° C erhitzt worden. Die Polarisationswerte waren:

	A	A′	B	B′	C	C′	Kontrolle
13. Juni	+ 13,8°	+ 13,8°	+ 13,8°	+ 13,8°	+ 13,8°	+ 13,8°	+ 13,8°
26. „	+ 1,6°	+ 13,8°	+ 0,8°	+ 13,8°	— 2,3°	+ 13,8°	+ 13,8°

1) Vgl. u. a. „Der anaerobe Stoffwechsel der höheren Pflanzen“ von Stoklasa, Jelinek und Vitek (Hofmeisters Beitr., III, 1903, S. 460).

B) Der Zucker.

Wir gelangen nunmehr zur Besprechung der Transport- und Speicherungsfrage, die natürlich auch Berücksichtigung der Lokalisation der Zuckerarten verlangt.

Bezüglich der z. T. recht umständlichen analytischen Methodik sei zunächst bemerkt, daß die auf Grund langjähriger Erfahrungen in der Spezialliteratur niedergelegten Vorschriften tunlichst berücksichtigt wurden, die sich in dem Werke v. Lippmanns[1]) kritisch zusammengestellt finden. Es kam mir bei meinen quantitativen Versuchen aber nur selten auf die Ermittelung absoluter Zuckermengen in den Pflanzenorganen an, sondern es war vor allem das Mengenverhältnis von direkt reduzierendem Zucker zu Rohrzucker festzustellen. Ich bediente mich hierzu der gewichtsanalytischen Methode auf Grund der unter möglichst immer genau gleichen Bedingungen ausgeführten Reduktion frisch bereiteter Fehlingscher Lösung. Das hierbei in je 2 Parallelbestimmungen erhaltene, basische Kupfer wurde trotz der damit verbundenen Umständlichkeiten stets durch Erhitzen im Wasserstoffstrome vor der Wägung zu metallischem Kupfer reduziert. Ich erfreute mich hierbei der dankenswerten Mitarbeit des Herrn Prof. Anisits.

Leider stößt nun gerade die oben genannte, physiologisch wichtige Bestimmung auf besondere Schwierigkeiten, welche auf der Eigenschaft des Rohrzuckers beruht, daß er, ohne selbst reduzierend zu wirken, die Reduktionswirkung des mitanwesenden Invertzuckers verstärkt, ohne daß hierbei eine genaue Proportionalität bestände. Aus den Tabellen von Wein[2]) kann für jedes gegebene Gemisch von 1—10 % Invertzucker und 90—99 % Rohrzucker aus dem reduzierten Kupfer der Invertzucker durch Interpolation berechnet werden. Die von mir auf diese mit den Umrechnungen, Vorbestimmungen usw. recht umständliche Weise ermittelten Werte für den Invertzuckergehalt sind, soweit sie mit ihnen vergleichbar sind, nur wenig höher als die inzwischen von Stephani (a. a. O.) auf Grund seiner Verbesserungen und Vereinfachungen der obigen Methode („Saftreduktionsmethode“) speziell für die Saftuntersuchung gefundenen Zahlen.

---

1) O. v. Lippmann, Chemie der Zuckerarten. 2 Bände, 1904.

2) E. Wein, Tabellen zur Bestimmung der Zuckerarten, wiedergegeben bei v. Lippmann, a. a. O., S. 1408 ff.

Unsere Methode ist indessen nur anwendbar, wenn hinreichende Mengen Ausgangsmaterial zur Verfügung stehen. Die in Frage kommenden Tabellen beginnen auch erst mit Kupfermengen von etwa 100 mg für Invertzucker. In den zahlreichen Fällen aber, in denen es notwendig war, mit viel geringeren Mengen zu arbeiten, mußte auf die oben genannten Korrektionen verzichtet werden und die bei direkter Reduktion erhaltene geringe Kupfermenge als Glukose in Anrechnung gebracht werden, da nur für diese entsprechend geringe Cu-Werte in den Weinschen Tabellen enthalten sind. Ich habe bei so gewonnenen Werten den Angaben über Invertzucker in Klammern „als Glukose“ hinzugefügt.

In einigen wichtigen Fällen lag aber auch die dem Rohrzuckergehalt entsprechende Cu-Menge unterhalb des niedrigsten Tabellenwertes. Hier blieb nun als Notbehelf nichts weiter übrig, als das Verhältnis der beiden Zuckerarten durch den Anteil der durch direkte Reduktion erhaltenen Kupfermenge an der nach Inversion mit Salzsäure erhaltenen, dem Gesamtzucker entsprechenden Kupfermenge auszudrücken, was streng genommen, nicht zulässig ist, da Reduktionswirkung und Zuckermenge nur annähernd parallel gehen. In diesem Sinne ist die im folgenden einige wenige Male gebrauchte, sonst nicht zulässige Bezeichnung „Anteil des Invertzuckers am Gesamtzucker“, wobei dieser als Invertzucker gedacht ist, zu verstehen. Bedenkt man aber weiter, daß bei so geringen Mengen die Genauigkeit der Zahlenwerte nicht unerheblich sinkt, so wird man in solchen Fällen ohnehin manchmal doch nicht viel mehr als Annäherungswerte zu erwarten haben. Es wurde aber überall versucht, durch Innehaltung derselben Reduktionsbedingungen, namentlich hinsichtlich der Temperaturen, Konzentrationen und Zeitverhältnisse, möglichste Genauigkeit zu erzielen. Die Parallelbestimmungen differierten meist nur recht wenig voneinander.

Für alle auf Kupferreduktion beruhenden Methoden bildet übrigens auch die Anwesenheit reduzierender, die Preßsäfte an der Luft dunkelfärbender, unbekannter Stoffe in allen Teilen von *Beta* eine gewisse Schwierigkeit. Ein großer Teil dieser Stoffe wird zwar bei der Klärung der Auszüge mit Bleiessig bzw. Mercurisulfat mit niedergerissen; doch ist eine Methode zur völligen Beseitigung derselben, die nicht auch auf die Zuckerarten etwas einwirkt (Ausfallen von Bleimonosaccharaten), bisher kaum bekannt. Von der auf der Kombination gewichtsanalytischer und saccharimetrischer Messungen beruhenden Feststellung der Fruktose- und Glukose-

Anteile des Invertzuckers habe ich in den meisten Fällen Abstand genommen.

Die Digestionen des Wurzelbreies geschahen bei 70—80° im Wasserbade mit Wasser; nur wo Stärke im Spiele war, wurde verdünnter Äthylalkohol verwendet, da im anderen Falle bei der nachfolgenden Inversion auch eine Verseifung der gelösten Stärke zu reduzierenden Zuckern unvermeidlich gewesen wäre. Auf eine völlige Erschöpfung der in üblicher Weise zerkleinerten Pflanzensubstanz, welche erst nach ziemlich langer und wegen der Gefahr weiterer Inversion bedenklicher Digestionszeit zu erwarten ist, brauchte, da es sich hier nur um Verhältniszahlen handelte, kein Gewicht gelegt zu werden.

a) Der Zucker in den oberirdischen Teilen und die Ableitung in die Wurzel.

Im Samen habe ich weder Rohr- noch Invertzucker auffinden können. Der im jüngsten Keimlingsalter auftretende reduzierende Zucker ist wohl aus der Reservestärke des Perisperms entstanden. Daß jedoch alsbald mit der eigenen CO_2-Assimilation auch die genannten Zuckerarten auftreten, läßt sich schon aus dem Gehalt an Invertase vermuten.

Wie bereits in der einleitenden Übersicht erwähnt wurde, herrscht unter den verschiedenen Autoren seit langer Zeit darin einigermaßen Übereinstimmung, daß die Blätter durchgängig reich an Invertzucker sind; die Wurzel dagegen enthält nach neueren Untersuchungen von Anfang an vor allem Rohrzucker.

Hier interessieren uns zunächst die Blätter. Wie wir sahen (S. 203), kommt Strakosch, der besonderes Gewicht auf eine sorgfältige Trennung auch der feineren Nerven vom Grundgewebe des Blattes legt, zu dem Schlusse, daß der Anteil des Rohrzuckers am Zuckergehalt vom Blattrande gegen die Mitte zu und von dort abwärts steige, um im Blattstiel vorzuherrschen, während die Monosaccharide entsprechend den Bahnen des auswandernden Zuckers vom Blattrande angefangen gegen die Mitte und von dort nach dem Blattstiel abnähmen.

Bei den Versuchen von Strakosch wurden zum Nachweise der Fruktose Methylphenylhydrazinchlorhydrat und Natriumazetat, beide in Glyzerin gelöst, angewendet. Rohrzucker und Glukose wurden in ähnlicher Weise nach dem Vorgang E. Fischers als Phenylosazon nachgewiesen.

Diese Methode ist natürlich nur qualitativ. Da nur Monosaccharide in der Kälte mit Phenylhydrazin Osazone ergeben, Disaccharide dagegen erst nach der Inversion, so kann man Rohrzucker bei Gegenwart von Invertzucker nur an der Vermehrung des Osazones nach dem Erhitzen bzw. nach längerem Stehen in der Kälte erkennen. Es ist das also Sache einer, wenn es sich nicht gerade um ein Gemisch von wenig Monosaccharid mit sehr viel Rohrzucker handelt, überaus unsicheren Schätzung des Auges. Wo überhaupt nicht sehr viel Zucker vorhanden ist, und wo überdies noch andere Stoffe, deren Einfluß auf die Reaktion nicht bekannt ist, vorhanden sind, wird die Unsicherheit nach meinen Erfahrungen noch weit größer, resp. versagt die Reaktion gänzlich.

Noch weniger empfindlich ist leider die Fruktosereaktion mit Methylphenylhydrazin, selbst wenn es nach den Angaben Grafes (a. a. O.) aus Monomethylanilin dargestellt wird. Auch nur irgendwie annähernde Vergleiche zwischen den Glukose- und Fruktosemengen lassen sich deshalb so nicht erreichen. Dazu kommt noch, daß es sehr mißlich ist, hier aus der Lagerung des Osazones einen Rückschluß auf die strengere Lokalisierung der Zuckerarten zu machen, wie dies für die *Beta*-Wurzel von Peklo [1]) versucht worden ist. Bei Anwendung von Glyzerin als Reaktionsmedium [2]) tritt natürlich schon durch dessen ungeheure osmotische Wirkung sehr rasch der Tod der Zellen ein, wozu noch die starke Giftwirkung des Hydrazins erheblich beiträgt. Es findet also sogleich nach Zusatz der Reagentien eine Diffusion der im Zellsaft gelösten Zucker nach außen statt. Die Mischung derselben mit der Untersuchungsflüssigkeit wird bei der langen Dauer der Reaktion (1 Stunde bis mehrere Tage) sehr beträchtlich sein, und in der Tat sieht man stets reichlich Osazonkristalle über das ganze Präparat, auch außerhalb der Schnitte, verstreut.

Ich vermag deshalb nicht anzuerkennen, daß die wesentlichen Punkte der Darstellung von Strakosch bewiesen sind. Wie ist z. B. nachgewiesen, daß das Parenchym der Spreite keine Fruktose enthält? Das Ausbleiben der an sich schon wenig empfindlichen

---

1) „Histochemisches über die Lokalisation der Saccharose in der Zuckerrübe". (Öster.-ung. Zeitschr. f. Zuck., 1908, S. 153—174). Ich kann die vom Verf. aus seinen Untersuchungen gezogenen Schlüsse nicht bestätigen.

2) In den Vorschriften Senfts (a. a. O.) ist das spez. Gewicht des verwendeten Glyzerins leider nicht angegeben. Ich habe absolutes Glyzerin und verschiedene Verdünnungen ausprobiert.

Osazonreaktion mit Methylphenylhydrazin besagt bei so geringer Zuckerkonzentration gar nichts. Ebenso wenig ist bewiesen, und ist überhaupt auf diese Art nachzuweisen, daß das Parenchym keinen Rohrzucker enthält. Wie steht es ferner mit der Behauptung, daß der Rohrzucker im Blattstiel „vorzuherrschen“ beginnt? Man vergleiche hierzu die nachfolgenden Ausführungen.

Was nun die gewichtsanalytischen Untersuchungen nach der Reduktionsmethode anbelangt, so wird ihre Zuverlässigkeit zwar infolge der Gegenwart unbekannter reduzierender Stoffe namentlich im Blatt etwas beeinträchtigt, aber zweifellos ist sie der Osazonmethode bei weitem vorzuziehen. Ich setze die Lindetschen Zahlen hierher, wobei ich den Rohrzuckergehalt auf 100 Teile Invertzucker sowie den prozentualen Durchschnitt zugefügt und den Invertzucker aus den Glukose- und Fruktoseanteilen berechnet habe. Dem genannten Autor kam es übrigens bei seinen Versuchen auf einen anderen Punkt, nämlich das Verhalten von Glukose und Fruktose an; Schlüsse bezüglich der Zuckerwanderung hat er hieraus zu ziehen vermieden. Er fand (Mengen in g):

	Blattflächen					Blattstiele				
	In 100 ccm Saft				Rohrz. auf 100 Invertz.	In 100 ccm Saft				Rohrz. auf 100 Invertz.
	Rohrzucker	Invertzucker	Glukose	Fruktose		Rohrzucker	Invertzucker	Glukose	Fruktose	
3. Juli	0,18	0,37	0,16	0,21	48,65	0,22	1,02	0,89	0,13	21,57
10. „	0,49	2,23	0,96	1,27	21,12	—	—	—	—	—
12. „	0,20	2,70	1,20	1,50	7,41	0,17	2,95	2,42	0,53	5,76
17. „	0,13	2,13	1,15	0,98	6,10	—	—	—	—	—
19. „	0,18	0,87	0,54	0,33	20,69	0,52	1,18	0,87	0,31	44,07
20. „	0,13	1,15	0,69	0,46	11,30	0,40	3,33	2,80	0,53	12,01
24. „	0,11	0,88	0,42	0,46	12,50	0,25	2,04	1,59	0,45	12,26
9. Aug.	0,37	1,25	0,71	0,54	29,60	0,60	1,82	1,71	0,11	32,97
7. Sept.	0,44	2,19	1,27	0,92	20,09	0,60	1,92	1,75	0,17	31,25
8. Okt.	0,32	1,66	0,78	0,88	19,28	0,57	1,61	1,24	0,37	35,40
				Durchschnitt	19,67				Durchschnitt	24,41

Pellet (a. a. O.) kam unabhängig von Lindet im selben Jahre auf ähnlichem Wege und zwar ebenfalls bei Studien über die Glukose- und Fruktoseverteilung, zu ganz entsprechenden Zahlen:

	Blattfläche					Blattstiel				
	In 100 ccm Saft				Rohrz. auf 100 Invertz.	In 100 ccm Saft				Rohrz. auf 100 Invertz.
	Rohrzucker	Invertzucker	Glukose	Fruktose		Rohrzucker	Invertzucker	Glukose	Fruktose	
18. Sept.	0,25	0,83	0,66	0,17	30,12	0,40	2,83	2,33	0,50	14,23

Zu einigen eigenen Analysen wurden die Blattspreite nach Entfernung der größeren Nerven, Nerven natürlich inkl. Resten vom Parenchym der Spreite, und Stiele getrennt gepreßt. Das Einsammeln und Auspressen der Blätter geschah, wie bei den eben zitierten und den folgenden Versuchen, an Nachmittagen sonniger Tage[1]). Stets sofortiger Zusatz von $HgSO_4$ zum Preßsaft.

	Blattflächen			Nerven			Stiele		
	In 100 ccm Saft		Rohrz. auf 100 Invertzuck.	In 100 ccm Saft		Rohrz. auf 100 Invertzuck.	In 100 ccm Saft		Rohrz. auf 100 Invertzuck.
	Rohrzucker	Invertzucker		Rohrzucker	Invertzucker		Rohrzucker	Invertzucker	
25. Juli	0,21	0,66	31,75	0,42	2,86	14,69	0,51	3,29	15,50
3. Sept.	0,30	1,85	16,22	0,43	1,28	35,59	0,61	3,41	17,90

Sodann wurden bereits von Lindet die Blattstiele in ihren oberen und unteren Hälften auf den Zuckergehalt verglichen:

		In 100 ccm Saft g				Rohrzuck. auf 100 g Invertz.
		Rohrzuck.	Invertzuck.	Glukose	Fruktose	
12. Juli	unterer Teil	0,12	3,01	2,59	0,42	3,99
	oberer „	0,21	2,89	2,28	0,61	7,27
26. Juli	unterer „	0,26	0,90	0,75	0,15	28,82
	oberer „	0,30	0,90	0,72	0,18	33,33
26. Juli	unterer „	0,20	0,83	0,65	0,18	24,10
	oberer „	0,14	0,91	0,67	0,24	15,39

Als Durchschnitt dieser 6 Analysen ergibt sich für den auf 100 g Invertzucker entfallenden Rohrzucker in den unteren Teilen 18,97 g und in den oberen 18,66 g.

In eigenen Analysen verglich ich den Preßsaft aus dem untersten Viertel und dem gesamten oberen Teil der Blattstiele:

	Oberer Teil					Unterster Teil				
	In 100 ccm Saft				Rohrz. auf 100 Invertz.	In 100 ccm Saft				Rohrz. auf 100 Invertz.
	Rohrzucker	Invertzucker	Glukose	Fruktose		Rohrzucker	Invertzucker	Glukose	Fruktose	
16. Juli	0,20	0,85	0,60	0,25	23,53	0,12	0,98	0,83	0,15	15,31
20. „	0,41	2,23	1,25	0,98	18,39	0,29	2,33	1,99	0,34	12,55

1) In 7 Uhr morgens gepflückten und ausgepreßten Blättern herrschte Invertzucker noch mehr vor. Die betr. Zahlen können wegen eines untergeordneten Fehlers hier nicht mitgeteilt werden. (Vgl. auch Brown und Morris, Journ. chem. Soc. Trans. 63, 604.)

Nun ist es gerade Strakosch gewesen, der aus seinen Befunden weitgehende Schlüsse über die Wanderung der Zucker und ihre Umsetzungen hierbei gezogen hat. Seine Schlüsse sind aber, selbst wenn die Unterlagen hierfür richtig wären, keineswegs zwingend. Denn bei der außerordentlichen Langsamkeit des Zuckertransportes (vgl. meine weiter unten mitgeteilten Versuche) könnte die eigentliche „Wanderung", also der Übertritt von einer Zelle in die andere selbstverständlich selbst dann in Form von Invertzucker erfolgen, wenn dieser mit der Osazonmethode gar nicht und auch mit genaueren Methoden nur in geringen Mengen nachzuweisen wäre. Es braucht nur nach Art der (übrigens auch bei *Beta* im Blattstiel häufigen) transitorischen Stärke die Kondensierung des Invertzuckers zu Rohrzucker jedesmal nach Durchtritt durch die Plasmahaut zu erfolgen. Ich möchte dies besonders betonen, weil auch die anderen Autoren, wie z. B. Briehm und Strohmer (a. a. O.) zu der Ansicht, es finde die Wanderung in Form von Rohrzucker statt, allein auf Grund von chemischen Analysen gekommen sind.

Wenn sich also auch aus der Lokalisierung der Zucker allein für die Wanderung noch keine bindenden Schlüsse ziehen lassen, so ist doch soviel klar, daß die oben angeführten Daten eher zu einer derjenigen von Strakosch entgegengesetzten Annahme veranlassen könnten. So findet offenbar im Blattstiel basalwärts keine Vermehrung des Rohrzuckergehaltes, sondern vielleicht eher eine Abnahme statt. Blattfläche, -nerven und -stiele unterscheiden sich nur recht unwesentlich im Rohrzuckergehalt, welcher seinerseits in keinem Teil des Blattes auch nur die Hälfte des Wertes für Invertzucker erreicht, meist sogar noch beträchtlich kleiner ist. Der „vorherrschende" Zucker im gesamten Laube ist demnach der Invertzucker.

Was die von Strakosch aus seinen Beschattungsversuchen auf die Ableitung gezogenen Schlüsse betrifft, so möchte ich von einer Diskussion derselben der Kürze halber absehen, zumal ihnen dieselbe unsichere Methodik zugrunde liegt und die mitgeteilten Daten, selbst wenn sie zuträfen, noch nicht beweisend sein würden.

Zweifellos sind als Hauptmomente für die bisher in der botanischen und landwirtschaftlichen Literatur so häufig und unzutreffend erörterte Frage des Zuckertransportes bei *Beta*, lediglich zwei Punkte entscheidend:

1. Die Permeabilität der in Betracht kommenden lebenden Zellen und

2. Das Konzentrationsgefälle der Gewebe in bezug auf jede einzelne der permeierenden Zuckerarten[1]).

Betrachten wir zunächst Punkt 1, so wäre eine Untersuchung durch das Studium der endosmotischen oder exosmotischen Vorgänge denkbar. Der letztere Weg, den z. B. Puriewitsch für die Reservestoffbehälter beschritten hat, ist nur für solche Fälle geeignet, in denen das zu prüfende Gewebe besonders reich an dem betreffenden Stoffe ist, oder dieser sich mindestens besonders leicht nachweisen bzw. quantitativ bestimmen läßt; beides trifft für unseren Fall nicht zu. Ferner ist aber noch zu berücksichtigen, daß ein exosmotischer Versuch, der notwendigerweise den natürlichen Verhältnissen Rechnung tragen müßte, hier kaum durchführbar wäre, insofern kaum angegeben werden könnte, welche Zusammensetzung der umspülenden Flüssigkeit zu geben wäre. Reines Wasser usw., wie bei den Versuchen von Puriewitsch wäre natürlich hier ganz unzulässig. Geeigneter wäre schon eine dem Gehalt der Wurzel entsprechende Rohrzuckerlösung, wobei aber immer noch unberücksichtigt bleiben würde, daß bei der Wanderung nicht die Differenz von Ausgangspunkt und Endziel, sondern die Konzentrationsunterschiede in bezug auf alle drei Zuckerarten auf allen Etappen von Zelle zu Zelle maßgebend sind und auf dem langen Wege durch Nerven und Blattstiel bis zur Wurzel sicherlich manche Schwankungen aufweisen werden.

Einen ununterbrochenen Rohrzuckerstrom, wie ihn die früheren Autoren nach dem Vorgange Czapeks annahmen, haben wir gemäß Punkt 2 nun keinesfalls zu erwarten. Vielmehr wird mindestens der Übertritt in die Wurzel infolge ihres ständigen hohen Rohr-

1) Maquenne („Sur le rôle de l'osmose dans la végétation et l'accumulation du sucre dans la betterave, Ann. Agron. 22, 1896, S. 1) kommt, wie hier beiläufig erwähnt sei, zu dem Satz, daß jeder lösliche Stoff an einer Stelle des Organismus gespeichert werden könne, wenn seine Bildung dort zu einer Erniedrigung des osmotischen Druckes führe. Er sieht demgemäß in dem niedrigeren osmotischen Druck der Rohrzuckerlösungen im Vergleich zu gleichprozentigen Glukoselösungen ein wesentliches Agens beim Zuströmen zum Ort der Speicherung, worin ihm Czapek (a. a. O.) beistimmt. Damit ist aber natürlich nur der eine der oben genannten beiden Punkte, das Konzentrationsgefälle berührt. Ein „Anstoß zum Zuströmen neuen Bildungsmaterials von höherem osmotischem Werte" braucht damit noch nicht gegeben zu sein, da die erforderliche Regulierung der Produktion osmotisch wirksamer Substanz (Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung, S. 303) auch auf andere Weise erfolgen könnte. Eine unmittelbar notwendige Folge solcher Herabsetzung des Turgors wäre lediglich der Einstrom von Wasser, soweit der gleichzeitig steigende Gegendruck der Zellmembran dies zuläßt.

zuckergehaltes (vgl. Abschnitt IIb) in Invertzuckerform erfolgen müssen.

Wie sich die Verhältnisse auf den übrigen Wegabschnitten gestalten, läßt sich im einzelnen aus den mitgeteilten analytischen Daten natürlich nicht ersehen. Dagegen fällt auf, daß am Grunde der Blattstiele, bzw. in diesen als ganzem, verglichen mit der Spreite, die Konzentration von Fruktose fast stets wesentlich geringer ist als in der Spreite. Ob es sich allerdings hierbei um ein kontinuierliches Gefälle handelt, ist aus diesen Daten nicht zu ersehen. Im Gegensatz hierzu sind die Konzentrationen von Rohrzucker im Blattstiel, bzw. an dessen Grunde fast stets und von Glukose mit einer Ausnahme stets höher als in der Spreite.

Betrachten wir zunächst einmal hierzu die Permeabilitätsverhältnisse, wie sie sich uns nach der endosmotischen Methode darstellen. Diese gestattet in unserem Falle eine qualitative und eine quantitative Anwendung. Erstere beruht auf der Zuführung von Zucker zu den entstärkten Blättern.

Bei seinen bekannten Studien mit verschiedenen Pflanzen hatte bereits vor geraumer Zeit Arthur Meyer[1]) u. a. auch *Beta vulgaris* berücksichtigt. Ich habe diese Versuche nochmals und zwar zum ersten Male ganz steril durchgeführt, um etwaige Umsetzungen, namentlich des Rohrzuckers, in der Versuchsflüssigkeit[2]) auszuschließen. Zu den Versuchen wurden die reinsten Kahlbaumschen Präparate benutzt. Als Rohrzucker diente ein schön kristallisiertes Produkt, welches nur minimale Spuren von Invertzucker enthielt, die in keiner Weise für die Stärkebildung in Frage kommen konnten.

Versuch 10. Zuckerrübenblätter wurden am 25. Juni auf 48 Stunden verdunkelt. Das Parenchym der Spreite erwies sich dann nach der Sachsschen Jodprobe als stärkefrei. Sie wurden darauf (27. Juni) in einer 0,5—1 ‰ wässerigen Sublimatlösung 15—30 Minuten untergetaucht belassen, was sie meistens ganz gut vertrugen, dann sorgfältig in mehrfach gewechseltem destilliertem Wasser abgespült. Darauf wurden steril kleine Stücke der Spreite

---

1) Arthur Meyer, Bildung der Stärkekörner aus Zuckerarten, Mannit und Glyzerin. Bot. Zeitg., 44, 1886, S. 81.

2) Meyer wechselte die Kulturflüssigkeit öfter und prüfte sie auf Invertzucker. Wenn sich dieser auch als sehr gering herausstellte, so bleibt immerhin nicht gänzlich ausgeschlossen, daß gerade an der Blattoberfläche Spaltungen durch Mikroorganismen eine gewisse Rolle spielten.

entnommen und mit der Oberseite schwimmend auf die Zuckerlösungen gelegt, die durch Filtrieren mittels Chamberland-Kerzen steril gemacht waren. Daneben wurden Versuche ohne Wahrung der Sterilität mit gleichem Erfolge durchgeführt. Nach Ablauf einiger Tage wurden Probestückchen makroskopisch oder mikroskopisch in bekannter Weise nach Chlorophyllentziehung mit Jod behandelt.

Lösung	29. Juni	2. Juli	5. Juli
0,5 % Fruktose	0	0	Am Rande[1]) und längs der Adern zart violett
0,5 % Glukose	0	Am Rande und längs der Adern sehr zart blau	Etwas intensiver blau
0,5 % Rohrzuck.	Hier und da Spuren von Bläuung	Rand und längs der Nervatur blau	Intensiver
1,5 % Fruktose	Rand und längs der Nerven zart bläulich	Intensiver	Ziemlich breite blaue Zone um den Rand
1,5 % Glukose	Wie vorstehend	Intensiver	Wie vorstehend
1,5 % Rohrzuck.	Wie vorstehend	Intensiver	Wie vorstehend
3 % Fruktose	Wie vorstehend	Intensiver	Breite Randzone, intensiv blau
3 % Glukose	Wie vorstehend	Intensiver	Wie vorstehend
3 % Rohrzucker	Wie vorstehend	Intensiver	Wie vorstehend

Gleichsinnig verliefen auch die übrigen Versuche, bei denen die Zucker auch noch in höheren Konzentrationen zur Anwendung kamen. Es zeigte sich also, übereinstimmend mit den Versuchen Meyers, daß alle drei Zuckerarten in das Blatt aufgenommen wurden. Der Rohrzucker übt hierbei einen etwas größeren Effekt aus als die Monoselösungen von gleichem Prozentsatz und zwar wohl infolge seines größeren Moleküls, da er an und für sich (vgl. unten) etwas langsamer als jene permeiert.

Da eine Abscheidung von Invertase aus lebenden *Beta*-Zellen niemals beobachtet wurde, so ist hiermit auch deren Durchlässigkeit für Rohrzucker dargetan. Daß sich die Permeabilität etwa nur auf die Epidermiszellen beschränkt, und in ihnen vor der Weiter-

1) Rand = Schnittrand: der unverletzte Blattrand verhielt sich wie die inneren Partien.

wanderung erst eine Inversion stattfinden muß, war schon angesichts des Verhaltens der Schnittränder unwahrscheinlich. Doch wurden zur Sicherheit noch zwei analoge Versuche wie oben mit 1,5 % Rohrzuckerlösung und solchen gefäßbündelfreien Chlorenchymbruchstücken durchgeführt, deren Epidermen abgetrennt worden waren (was bei etwas fleischigeren Blättern leicht auszuführen ist). Das Resultat war, daß hier entsprechend der durch die Cuticula nicht behinderten Endosmose sich die Bläuung über die ganze Fläche gleichmäßig erstreckte.

Ähnliche Versuche wurden auch mit Blattstielen, und zwar mit Längsschnitten durch diese, gemacht. Verdunkelt man die Stiele etwa 48 Stunden, so ist die Stärke zwar keineswegs aus der Stärkescheide und den Schließzellen, wohl aber vollständig aus den blassen Chloroplasten der langgestreckten Parenchymzellen zwischen Epidermis und Gefäßbündel verschwunden. Schon nach eintägigem Verweilen der Längsschnitte in 5 % Rohrzucker, Glukose, Fruktose und der in Versuch 11 angegebenen meisten übrigen Zucker kann man unter dem Mikroskop mit Jod in den Chloroplasten die neuen winzigen Stärkekörner wahrnehmen.

Bei dieser Gelegenheit seien noch einige Versuche mit anderen Zuckern erwähnt, die ich zur Ergänzung der früheren Meyerschen ausführte, um zu sehen, aus welchen Zuckern, bzw. ähnlichen Stoffen *Beta*-Blätter überhaupt Stärke zu bilden vermögen. Die mit * bezeichneten Stoffe sind schon von Meyer mit gleichem Resultat geprüft worden.

Versuch 11.

A) Zucker.

Trisaccharid: Raffinose, 5-proz. Lösung, mäßig viel Stärke in 6 Tagen.

Disaccharide: *Rohrzucker (Versuch 10).

Maltose, 5-proz. Lösung, mäßige Stärkebildung in 5 Tagen.

Monosaccharide:

Hexosen, Galaktose, 5-proz. Lösung, in 10 Tagen nur mikroskopisch Spuren von Stärke wahrzunehmen.

*d-Glukose (Versuch 10).

*d-Fruktose (Versuch 10).

d-Mannose, 7,5-proz. Lösung, in 7 Tagen sehr wenig Stärke.

Sorbose, 7,5-proz. Lösung, nach 7 Tagen nur mikroskopisch Stärke nachzuweisen.

Pentosen: Arabinose, 5-proz. Lösung, dauernd keine Stärke.
Xylose: wie Arabinose.

(Methylpentose) Rhamnose, 7,5-proz. Lösung, in 5 Tagen Spuren von Stärke mikroskopisch.

B) Höherwertige Alkohole.

*Glyzerin, 10-proz. Lösung, nach 5 Tagen Spuren von Stärke.

*Erythrit, 10-proz. Lösung, nach 6 Tagen keine Stärke.

*Mannit, wie Erythrit.

*Dulcit, 3-proz. Lösung, wie Erythrit.

Ganz negativ verliefen die Versuche demnach nur mit den Pentosen und den höherwertigen Alkoholen ausschließlich des Glyzerins. Die Frage der Permeabilität der Zucker habe ich nicht weiter untersucht und muß also die Frage, in wieweit die ausgebliebene oder nur geringe Stärkebildung etwa nur auf mangelndem Import in die Zelle beruht, so wenig wahrscheinlich dies wäre, offen lassen. Die höherwertigen Alkohole werden dagegen leicht aufgenommen. Bezüglich derjenigen Zucker mit dauernd sehr geringer Wirkung muß ich es dahingestellt sein lassen, ob nicht doch z. T. hier Spuren beigemengter Glukose o. dgl. im Spiele war. Eine exakte Entscheidung dürfte auch auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten stoßen.

Wir kehren nach dieser kurzen Abschweifung zur Permeabilitätsfrage zurück. Diese wurde auch durch Messungen nach der plasmolytischen Methode, welche in letzter Zeit von Lepeschkin[1]) und Tröndle[2]) mit gutem Erfolge für Elektrolyte auf Grund einer Vergleichung ihrer theoretisch berechneten und empirisch gefundenen isotonischen Koeffizienten angewendet worden ist. Für den vorliegenden Fall der Zuckerarten würde sich die Berechnung durch den Wegfall der Dissoziation, natürlich noch etwas einfacher gestalten.

Bezeichnen wir mit P den Turgordruck der Zelle und den theoretisch höheren, praktisch aber nur der Grenzkonzentration

---

1) Vgl. u. a.: „Über den Turgordruck in vakuolisierten Zellen". Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26a, 1908, S. 198.

2) Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVIII, 1910, S. 171.

des permeierenden Zuckers Z′ entsprechenden Druck als P′, so wird sein Permeabilitätskoeffizient $\mu = 1 - \frac{P}{P'}$, wenn er durch Vergleichung mit einem nicht permeierenden, ebenfalls nicht ionisierten Stoffe Z gefunden werden soll, naturgemäß ohne weiteres gleich der Differenz von 1 und dem Quotienten der molekularen Konzentrationen beider Stoffe $\mu = 1 - \frac{C_z}{C_{z'}}$ sein.

Die Bestimmungen des in den Chlorenchymzellen des Blattes herrschenden Druckes werden durch eine gewisse diesbezügliche Ungleichmäßigkeit (es finden sich Differenzen von 0,05—0,2 m) der Zellen erschwert. Die große Masse der Palissadenzellen stimmt aber wenigstens einigermaßen überein. Der Druck im Schwammparenchym ist im Durchschnitt ein klein wenig niedriger, ebenso wie übrigens auch in den Epidermen.

Der Turgordruck im Parenchym des Blattstiels pflegt ungefähr ebenso hoch wie in den Epidermen des Blattes und von den Chlorenchymzellen in denen mit den niedrigsten Drucken zu sein, und ist jedenfalls deutlich niedriger als in der großen Masse der letzteren. Die Dehnungen der Zellmembran durch die Turgorspannung sind nirgends erheblich.

Wie die nachstehenden Angaben zeigen, ist die Permeabilität der Blattzellen von *Beta* für Monosen weit geringer als sie Tröndle für das Chlorenchym in Tilia cordata[1]) beschreibt, trotzdem er nur eine Plasmolysendauer von 25 Minuten anwandte.

Bei den Messungen wurde auch von mir als Vergleichssubstanz Rohrzucker gewählt, für den, wie oben gezeigt wurde, die Plasmahaut zwar auch eine gewisse Durchlässigkeit zeigt, die jedoch erst bei einer vielstündigen Versuchsdauer für die Messung merkbar wird.

Solche vielstündige Versuchsdauer, welche ich in der Hoffnung, größere Ausschläge zu erhalten, mehrfach anwandte, bringt allerdings manche Bedenken mit sich. Die Möglichkeit, daß innerhalb der Versuchszeit Änderungen im Turgordruck stattfinden, so daß beim Steigen desselben zu hohe, beim Sinken zu niedrige Werte für μ gefunden würden, läßt sich an den Grenzkonzentrationen für Rohrzucker noch hinreichend kontrollieren.

---

1) A. a. O., S. 250 f. Bezüglich der Glukoseaufnahme von *Tilia*-Blättern habe ich keine eigenen Erfahrungen; ich kann jedoch die Angaben Tröndles betr. das Eindringen von NaCl in *Buxus*-Blattzellen durchaus bestätigen, ebenso den erheblichen Einfluß der Beleuchtung auf die Permeabilität dieses Objektes für NaCl.

Da nach meinen Erfahrungen die Durchlässigkeit der Zellen, wie die Exosmoseerscheinungen dartun (vgl unten), wohl infolge Sauerstoffmangels bei höherer Temperatur schon in wenigen Tagen merklich größer wird, führte ich einige Parallelversuche im Zimmer und im Eisschrank bei + 5° C aus, welche indessen zeigten (unter Berücksichtigung einer allein durch die niedere Temperatur möglichen Herabsetzung der Permeabilität[1]), daß innerhalb 24 Stunden diese Verhältnisse keine Rolle spielen. Auch wurde mehrfach dafür gesorgt, daß die Schnitte in der Nähe der Flüssigkeitsoberfläche verblieben, doch genügt vielleicht für solche Zeitdauer bereits der Sauerstoffvorrat des Intercellularsystems.

Es dürfte genügen, nur eine der zahlreichen Messungen genauer vorzuführen.

Versuch 12. Versuchspflanze war eine über 2 Monate alte Zuckerrübe; die eine Blatthälfte war vom 21. Juni morgens ab mit Stanniol bedeckt worden. Es herrschte sonniges Wetter; am 22. Juni, 2 Uhr nachm. wurde das Blatt entnommen. Temperatur im Freien 27° C, Temperatur der Lösungen 21° C. Dauer der Plasmolyse: 1 Stunde[2]).

1. Blattspreite, Palissadenzellen. P = Plasmolyse.

Konzentration	Rohrzucker	Glukose	Fruktose
0,80 m	Meist deutliche P	Nur vereinzelt P	Ganz vereinzelte P
0,85 m	Meist starke P, nur vereinzelt ohne P	Nur vereinzelt P	Ganz vereinzelte P
0,90 m	Wie vorstehend	Nur vereinzelt ohne, sonst deutliche P	Nur vereinzelt ohne P
0,95 m	Überall P	Überall P	Überall P

Beide Blatthälften, verdunkelte und besonnte, verhielten sich gleich. Nach 24-stündiger Plasmolyse ergibt sich:

Konzentration	Rohrzucker	Glukose	Fruktose
0,80 m	P fast überall verschwunden	P überall verschwunden	P überall verschwunden
0,85 m	Wie vorstehend	P fast überall verschwunden	P fast überall verschwunden

1) Vgl. van Rysselberghe, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, No. 3, 1901.

2) Diese von Lepeschkin für solche Versuche vorgeschlagene Plasmolysedauer ziehe ich der von Tröndle gewählten kürzeren (25 Minuten) vor.

Fortsetzung der Tabelle.

Konzentration	Rohrzucker	Glukose	Fruktose
0,90 m	Fast überall P	P meist vorhanden	P meistens verschwund.
0,95 m	Überall P	Überall P	Überall P

Eine Zwischenkontrolle nach 17-stündiger Plasmolyse hatte übrigens schon obiges Resultat ergeben.

2. Blattstiel, Längschnitte durch den unteren Teil; Dauer der Plasmolyse 1 Stunde.

Konzentration	Rohrzucker	Glukose	Fruktose
0,70 m	Meist noch ohne P	Ohne P	Ohne P
0,75 m	Fast überall P	Vielfach P	Vereinzelt P
0,80 m	Starke P	P	P

Nach 24-stündiger Plasmolyse ergab sich:

Konzentration	Rohrzucker	Glukose	Fruktose
0,70 m	Keine P	Keine P	Keine P
0,75 m	Vielfach P	Meist P	Vereinzelt P
0,80 m	Starke P	P	P

Man wird auf Grund dieser und ähnlicher Versuche den Permeabilitätskoeffizienten der Chlorenchymzellen des Blattes für die beiden Monosaccharide, bezogen auf 1-stündige Plasmolyse, höchstens $\mu = 0{,}1$ annehmen dürfen, für die Blattstielparenchymzellen würde er nur etwa $\mu = 0{,}05$ betragen; genauere Werte sind nach den erhaltenen Ausschlägen nicht anzugeben. Auf jeden Fall ist die Permeabilität für Rohrzucker stets sichtlich geringer als für Monosaccharide, und unter diesen permeiert die Fruktose wieder etwas leichter als die Glukose. Ein deutliches und meßbares Ansteigen der Permeabilität für eine der Zuckerarten bei sonnigem Wetter konnte im allgemeinen nicht erkannt werden, doch können einige meiner Versuche vielleicht auch im Sinne der Erfahrungen Tröndles gedeutet werden.

Eine besondere Erwähnung erfordern bei diesen Versuchen die Siebröhren, die ja wiederholt als Organe zur Zuckerbeförderung *κατ' ἐξοχήν* angesprochen worden sind. Ich habe ihnen deshalb besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Die Beobachtung ist wegen

der Länge und erheblicheren Schmalheit der Siebröhren schwieriger als bei den übrigen Zellen und konnte nur an entsprechend dünnen Schnitten und bei Anwendung einer besonderen Intravitalfärbung durchgeführt werden, welche auf S. 235 beschrieben ist. Diese Methode gestattet es, diejenige die Isotonie der Außenlösung anzeigende minimale Abhebung des Plasmaschlauches von der Wandung zu erkennen, welche bei Zellen von so geringem Volumen (im Vergleich zu den meisten Grundgewebszellen) bereits einen relativ bedeutenden Ausschlag darstellt.

Der Druck innerhalb der verschiedenen Elemente des Leptoms ist nach meinen Erfahrungen gleich, aber etwas geringer als im umgebenden Parenchym. Nachstehende Zahlen beziehen sich auf das Leptom der Blattstiele mit steter besonderer Rücksicht auf die Siebröhren.

Versuch 13. 25. Juni 12 Uhr Nachm. Stiele eines ausgewachsenen Blattes einer über zwei Monate alten Zuckerrübe. Sonniges Wetter. Temperatur im Freien + 24,5°; Temp. der Lösung + 20,5°.

1. Resultate nach 1-stündiger Plasmolyse (= P):

Konzentration	Rohrzucker	Glukose	Fruktose
0,60 m	Meist deutliche P	Nur hier und dort P	Vereinzelte P
0,65 m	Fast überall starke P	Etwa 50 % P	Vielfach P
0,70 m	Überall starke P	Fast überall P	Fast überall P
0,75 m	Überall P	Überall P	Überall P

2. Nach 24-stündiger Beobachtung:

Konzentration	Rohrzucker	Glukose	Fruktose
0,65 m	Vereinzelte P	Keine P	Keine P
0,70 m	Häufige P	Hier und da P	Wie Glukose
0,75 m	Starke P	Fast überall P	Fast überall P

Diese und die Zahlen ähnlicher, unter verschiedenen Umständen und zu verschiedenen Zeiten wiederholter Versuche lehren, daß von einer erhöhten Permeabilität für einen der Zucker im Leptom keine Rede sein kann. Das gleiche gilt auch für das der Nerven der Blattspreite und der Wurzel. Ich kann daher für *Beta*

die Auffassung Czapeks[1]) von der Rolle des Leptoms bei der Zuckerleitung nicht teilen. Bei gleichen Permeabilitätsverhältnissen werden die *Beta*-Siebröhren in dieser Beziehung infolge ihres sehr geringen Volumens und trotz ihrer etwas gestreckten Form schwerlich neben dem umgebenden Parenchym erheblich in Betracht kommen[2]). Auch ließen sich keine Anhaltspunkte dafür auffinden, daß die Siebröhren reicher an Zucker als das umgebende Gewebe wären, wie dies Peklo (a. a. O.) für die Wurzel behauptet hat.

Recht bemerkenswert ist die bei allen Plasmolysen gemachte Erfahrung, daß bereits nach 1-stündiger Versuchszeit eine Verringerung der anfänglichen Permeabilität für Monosaccharide eintritt, und daß sie, sofern die Zellen unbeschädigt bleiben, nach Verlauf einiger weiterer Stunden sogar praktisch auf den Wert 0 herabsinkt, wie dies auch die oben angeführten Zahlen erkennen lassen. Genaueres über diese interessanten Vorgänge, speziell eine zahlenmäßige Darstellung der Änderungen von μ während der entscheidenden Zeit von 24 Stunden, kann ich der geringen Ausschläge wegen nicht angeben. Es handelt sich hier offenbar um selbstregulatorische Vorgänge, die an einem geeigneteren Objekt demnächst genauer beschrieben werden sollen. Hier sei nur noch erwähnt, daß Schnitte, welche zu solchen Versuchen gedient haben, nach mehrstündigem Verweilen in destilliertem Wasser von neuem auf plasmolytischem Wege eine anfängliche Invertzuckeraufnahme und baldige Sistierung derselben erkennen lassen. Vermutlich liegt diesem Verhalten die mangelnde Weiterleitung bezw. unmögliche Abgabe der aufgenommenen Zucker an die höher konzentrierte Außenlösung zugrunde. Darauf deutet wenigstens außer dem eben angeführten Faktum noch das abweichende Verhalten der Schnitte aus entstärkten Blättern oder Blattstielen.

Im ganzen muß die geringe Permeabilität der *Beta*-Zellen, in denen der Zuckertransport eine so enorme Rolle spielt wie in wenigen anderen Pflanzen, überraschen. Es sei dahingestellt, ob zum Verständnis dieses Sachverhaltes neben der langen Zeit, welche

---

1) Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss., Wien, I. Abt., Bd. 106, 1907, S. 117.

2) Um so weniger, als hier nicht einmal das ganze Volumen, sondern nur der dünne plasmatische Wandbelag der Siebröhren in Frage käme. Denn nur er bietet kontinuierliche Bahnen (Siebplatten!). Der Weg durch die Siebröhrenvakuolen mit ihren schwer permeablen Häuten wäre von dem durch das Parenchym nicht grundsätzlich verschieden.

zur Erreichung des Endeffektes in der Wurzel zur Verfügung steht, der Hinweis auf die verhältnismäßig geringe Entfernung ausreicht, die der Zucker in einer Pflanze von rosettigem Wuchs von seinem Entstehungsort bis zum Speichergewebe der Wurzel zurückzulegen hat.

Was die Ausgangsfrage unserer Betrachtung, in welcher Form der Zucker aus den assimilierenden Organen der Wurzel zuströmt, anbetrifft, so folgt zunächst aus den Permeabilitätsversuchen die Möglichkeit der Wanderung in allen drei Formen, d. h. als Rohrzucker, Glukose und Fruktose. In der Tat ist, da zweifellos alle drei in Blattspreite und -stiel vertreten sind, kein Grund einzusehen, weshalb nicht auch alle drei als solche wandern sollten.

Indessen muß doch der bei den plasmolytischen Versuchen zutage getretenen Durchtrittsfähigkeit der Monosaccharide, gerade in Ansehung der Langsamkeit der Wanderung, eine besondere Bedeutung zukommen.

Auf eine derartige vorwiegende Wanderung der Monosaccharide deutet auch das Vorherrschen derselben in Spreite und Blattstiel, da sonst keine Umstände dagegen sprechen. Ausschließlich in Form von Monosacchariden muß gemäß dem Konzentrationsgefälle der Zuckerübertritt vom Blattstielgrund in den eigentlichen Rübenkörper erfolgen.

Wie sich im einzelnen die Wanderung auf den übrigen Wegabschnitten gestaltet, ist schwer zu sagen. Auf eine gewisse Rolle der Fruktose beim Zuckertransport scheint die fast überall festgestellte geringere Konzentration derselben basalwärts als in der Spreite zu deuten, ein Umstand, der die Annahme eines kontinuierlichen Konzentrationsgefälles nach unten doch sehr nahe legt. Da es in der Tat bereits gelungen ist[1]), durch verdünnte Alkalien eine Umwandlung von Glukose in Fruktose zu erzielen, so wird, wie es übrigens v. Lippmann[2]) bereits vor Jahren ausgesprochen hat, der Pflanze wohl ebenfalls eine solche Fähigkeit zuzuerkennen sein, und auch die weitere, nötigenfalls umgekehrt Glukose aus Fruktose durch Umlagerung zu bilden. Es würde also aus der der Wurzel zuströmenden Fruktose, nach partieller Umwandlung derselben in Glukose, Rohrzucker kondensiert werden können. Daß derartige Möglichkeiten bestehen, darauf deutet m. E. auch der Umstand, daß der

1) Lobry de Bruyn, Ber. D. chem. Ges., 28, 3078.

2) Zeitschr. Ver. Zuck.-Ind., 39, 650.

Invertzucker am Blattstielgrunde, also kurz vor Eintritt in das Speichergewebe sehr ungleiche Anteile seiner beiden Komponenten aufweist. Das erhebliche Plus an Glukose, welches dort stets nachweisbar ist, würde ja auch, da für diesen Zucker offenbar ein Konzentrationsgefälle nach oben hin besteht, keinesfalls ganz auf Grund einer Glukosewanderung entstanden sein können, sondern muß mindestens z. T. auch durch Umsetzungen aus Rohrzucker und wohl auch aus Fruktose dort sekundär gebildet sein.

Für das Verständnis des Vorkommens der einzelnen Zuckerarten in den verschiedenen Partien des Blattstiels usw. ist neben einem lokalen Verbrauch jedenfalls immer die Möglichkeit im Auge zu behalten, daß dieselben nur vorübergehend dort durch Umlagerung bezw. Kondensierung entstanden sind, um das für die Wanderung nötige Konzentrationsgefälle aufrecht zu erhalten. Beim Rohrzucker kann es sich auch um Turgorregulationen handeln, die sich z. T. als nötig erweisen könnten, wenn es infolge gesteigerter Zuckerproduktion zu vorübergehenden Stauungen der Monosaccharide kommt.

b) Die Wurzel.

Für die wichtige, mehrfach erwähnte Tatsache, daß die Wurzel während der Zeit der Speicherung fast nur Rohrzucker und daneben nur sehr wenig Invertzucker enthält, und daß dies namentlich auch für die sog. „Rübenköpfe“ gilt, kann ich auf die Wiedergabe meiner älteren Analysen verzichten, da inzwischen hierüber die einschlägigen, wichtigen Daten Stephanis[1]) erschienen sind, aus denen ich die folgenden, auf Zuckerrüben bezüglichen zitiere. Der genannte Autor fand am:

	2. Juli	16. Juli	10. Aug.	24. Aug.	7. Sept.	21. Sept.	5. Okt.
Rohrzucker (Polarisation)	7,08	8,48	8,32	10,87	13,47	13,57	15,41
Invertzucker auf 100 Teile Rohrz.	1,31	0,96	1,38	0,60	0,54	0,86	0,53
Desgleichen in den Rübenköpfen . .	—	—	1,26	0,64	0,61	1,07	0,56

Eine eigene, schon am 8. Juni ausgeführte Analyse ergab, allerdings nach einer längeren Periode trocknen sonnigen Wetters, in der das Wachstum gegenüber der Assimilation besonders zurückgetreten war, einen Gehalt von 6,23 % Rohrzucker und einen solchen von 1,52 % Invertzucker auf 100 Teile Rohrzucker. Am

1) A. a. O., S. 154, Tabelle X.

18. Juni betrugen die betr. Zahlen 7,55 und 1,44 %. Der der Wurzel während der ersten Vegetationsperiode zuströmende Zucker wird also offenbar sogleich von ihr zu Rohrzucker kondensiert. Der Invertasegehalt der wachsenden Wurzel, sowie der Umstand, daß dieselbe während des Wachstums etwas mehr Invertzucker als am Schlusse enthält, machen es wahrscheinlich, daß bei der gleichmäßigen Verteilung des Rohrzuckers im gesamten Speichergewebe Wanderungen in Invertzuckerform nicht ganz fehlen werden, falls dieser Invertzucker nicht etwa nur für Wachstumszwecke gebildet wird. Ein vollständiger Ausgleich im Rohrzuckergehalt aller Wurzelpartien ist bekanntlich (S. 204) auch zum Schluß noch nicht erreicht.

Ich habe eine Reihe plasmolytischer Versuche ausgeführt, um die Permeabilität der Zellen in verschiedenen Stadien der Wurzelentwicklung zu untersuchen. Zu genauen Turgordruckmessungen sind bisher meist mit Recht Zellen mit gefärbtem Zellsaft oder mit Chlorophyllkörnern, die Umrißänderungen des optischen Querschnittes des Plasmaschlauches ebenfalls oft gut erkennen lassen, verwandt worden. Bei den *Beta*-Wurzelzellen, in denen die entscheidenden schwachen Plasmolysen meist recht schwer zu erkennen sind, habe ich mir mit der bereits auf S. 231 erwähnten Intravitalfärbung geholfen, welche auf der raschen Aufnahme der Toluylenrotbase durch die Zellen beruht. Man erhält relativ stabile, übersättigte Lösungen dieses sonst schwer löslichen Körpers, wenn man die Lösung des käuflichen Hydrochlorids oder eines anderen Salzes schwach alkalisch macht[1]). Die *Beta*-Zellen speichern den -Stoff sehr reichlich im Zellsaft, und zwar zunächst diffus; später bilden sich Tröpfchen, die zu Boden sinken und dort schließlich zu einem großen Tropfenkonglomerat vereint liegen bleiben. Ich vermute, daß der die Speicherung der Base bedingende Inhaltskörper vielleicht die Hydrokaffeesäure o. dgl. ist, aus der v. Lippmann[2]) die Entstehung des in der Rübe sehr wahrscheinlich vorhandenen Brenzkatechins ableitet.

Das erste, diffuse Stadium dieses Prozesses bietet nun Bilder, die Schnitten der roten Rübe ganz gleichkommen. Auch das zweite Tröpfchenstadium ist noch ausgezeichnet brauchbar. Die Färbung wurde, da die Zellen sie nur ½ bis 2 Stunden vertragen,

---

1) Ruhland, Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., 1908, S. 1.

2) Ber. Deutsch. Chem. Ges., XX, 3289.

so ausgeführt, daß erst am Schlusse der Plasmolyse die Schnitte in frische Zuckerlösung übertragen wurden, der zuvor Spuren von Toluylenrot und Na_2CO_3 zugefügt worden war.

Diese Methode gestattet auch eine zuverlässige Beurteilung der Zellsaftreaktion. Es seien hier einige Bemerkungen darüber eingefügt. Die weitaus meisten Zellsäfte der Wurzel und der Blattepidermen zeigen die violettrote Ionenfarbe der dissoziierten Farbverbindung, sind also als sauer anzusprechen. Andere Zellsäfte, so auch in vielen Chlorenchymzellen des Blattes, spielen nach der Färbung mehr ins Himbeerrote und sind weniger sauer. Im Gegensatz zu diesen beiden zeigen alkalische Zellsäfte die sehr charakteristische, ziegelrote bis gelbrote Farbe der beigemischten bezw. vorherrschenden Moleküle der freien Farbbase. Diejenige H^+-Ionenkonzentration, bei welcher der Umschlag der im Zellsaft enthaltenen Farbstoffverbindung erfolgt, ist $10^{-6,8}$ bis $10^{-8,0}$, kommt also dem durch $C_H = 0{,}8 \cdot 10^{-7}$ definierten Neutralitätspunkt recht nahe. Zellen der letzteren Art finden sich in der Wurzel und im Blattstiel mehr oder weniger vereinzelt im übrigen Parenchym. Besonders häufig, fast regelmäßig, zeichnen sich dagegen die langgestreckten, sehr schmalen Elemente des Siebteils durch alkalische Reaktion des Zellsaftes (sowie übrigens auch dadurch, daß sie fast stets einen um 0,05—0,15 m Rohrzucker niedrigeren Turgordruck als die Zellen der Zuckerscheide und die übrigen Parenchymzellen haben) aus. Da mir bestimmte Erfahrungen über die Bedeutung dieser merkwürdigen Erscheinung fehlen, möchte ich lieber davon absehen, Vermutungen in dieser Beziehung zu äußern[1]).

Ich möchte von einer tabellarischen Wiedergabe der Resultate meiner Plasmolysen mit Wurzelzellen der Kürze halber absehen, da die erhaltenen Permeabilitätswerte für die drei Zuckerarten sich nur knapp über die Fehlergrenze erhoben und jedenfalls noch erheblich geringer waren als im Laube. Eine gewisse etwas leichtere Wegsamkeit der Wurzelzellen für Invertzucker war nicht ganz zu verkennen, wenngleich sie nur wenig hervortrat. Beleuchtung übt keinen erkennbaren Effekt aus.

---

1) Schon in der bekannten Arbeit von Sachs über Reaktionen von Pflanzensäften finden sich Hinweise auf alkalische Reaktion des Siebteiles, die seitdem meist auf hohen Eiweißgehalt zurückgeführt wurde. Es handelte sich bei Sachs jedenfalls um angeschnittene Zellen (Zellsaft + Plasma).

Wie die Verteilung des Rohrzuckers im Speichergewebe der Wurzel sich vollzieht, ist nach ihren Permeabilitätsverhältnissen und in Anbetracht der enormen Langsamkeit der Wanderung nicht genauer zu sagen. Die natürlichste Annahme, solange nichts dagegen spricht, ist wohl, daß der Rohrzucker sich als solcher im Wurzelgewebe verteilt. Daneben mögen, wie erwähnt, noch geringfügige Ausgleichsströmungen in Invertzuckerform stattfinden. Der Invertasegehalt der wachsenden Wurzel, welcher schon früh in der Hauptsache auf die jüngsten (äußersten) Zonen spezialisiert wird, steht offenbar im Dienste des durch den Zuwachs bedingten Stoffwechsels.

Während der Winterruhe findet außer dem Verbrauch durch die Atmung kein nennenswerter weiterer Zuckerumsatz statt (S. 214), Erinnern wir noch an die im Abschnitt A festgestellte Tatsache, daß invertasische Fähigkeiten in diesem Stadium vermißt werden, so ist damit das Wichtigste über diese Periode gesagt.

Es fragt sich nun, unter welchen Bedingungen eine Änderung in diesem Verhalten eintritt. Eine solche wird namentlich zu Ende der Vegetationsruhe bzw. beim Austreiben zu vermuten sein. Invertase ist aber jedenfalls, wie im Abschnitt A gezeigt wurde, in austreibenden Rüben nicht aufzufinden. Eine merkliche Vermehrung des Invertzuckergehaltes tritt ferner, wie hier vorweggenommen sei, ebenfalls nicht ein.

Man wird geneigt sein, von vornherein aus diesen Tatsachen zu schließen, daß der Zucker den jungen Blättern als Rohrzucker zuwandert. Indessen haben wir gerade über diese Frage, welche übrigens in der Spezialliteratur fast gar nicht diskutiert worden ist, die zitierten Untersuchungen von Puriewitsch, welcher Rübenstücke in umgebendes Wasser sich „entleeren" ließ, und am Schluß fast lediglich Invertzucker in der Kulturflüssigkeit vorfand. Dieselbe ergab in dem einen der quantitativen Versuche bei der Reduktion mit Fehlingscher Lösung 0,8755 g CuO vor und 0,8985 g CuO nach der Inversion, während bei dem zweiten die betr. Zahlen 0,758 bzw. 0,761 g waren.

Ich möchte gleich hervorheben, daß ich zu wesentlich anderen Ergebnissen bei derartigen Exosmoseversuchen gelangt bin, wenn die ersten dieser Art auch nicht in so besonderem Gegensatz zu denen von Puriewitsch zu verlaufen schienen.

Meine Versuchsanstellung entsprach im ganzen der bereits für solche Zwecke von Hansteen[1]) und Puriewitsch befolgten. Alle

1) Flora, Erg.-Bd. 1894, S. 419.

Kulturen wurden unter Wahrung der Sterilität bei allen dazu nötigen Operationen hergestellt, was auch ohne Verwendung des von Puriewitsch beschriebenen Glaskastens möglich war. Auch auf einen Zusatz irgendwelcher saurer Salze oder Säuren zur Kulturflüssigkeit „um die Entwicklung etwa noch vorhandener Bakterien zu verhindern" und ebenso auf das Abspülen der Objekte in Formaldehyd verzichtete ich. Dem Innern der Zuckerrübe wurden mit einem scharfen Korkbohrer Zylinder von etwa 1—1,3 cm Durchmesser und 2—3 cm Höhe entnommen und auf kleine, etwa 1,5 cm hohe, oben mit einer Vertiefung versehene Gipssäulchen aufgegipst, nachdem durch drei- bis vierstündiges Verweilen in einmal gewechseltem destilliertem Wasser der Rohrzucker aus den angeschnittenen Oberflächenzellen ausgelaugt worden war. Die Säulchen standen bis dicht unterhalb der Rübenstücke zu je 3 bis 4 in Glasschälchen von 8,5 cm Durchmesser mit destilliertem Wasser und waren mit aufgeschliffenen tubulierten Glasglöckchen bedeckt.

Die so hergestellten Kulturen wurden bei Zimmertemperatur (18—22° C) und meist im Dunkelschrank aufgestellt und nach verschieden langer Zeit untersucht, indem die Flüssigkeiten aus den einzelnen steril gebliebenen Schälchen gesammelt und gemeinsam auf dem Wasserbade eingeengt wurden, und zwar, um ungewollte Inversion hierbei auszuschließen, in Gegenwart eines Überschusses von pulverförmigem Kalziumkarbonat. Die so gewonnene Flüssigkeit wurde nach Filtration gewichtsanalytisch auf ihren Gehalt an reduzierendem und Gesamtzucker untersucht.

Versuch 14. Für den ersten dieser Versuche wurde dieselbe Exosmosedauer (4 Wochen) wie bei Puriewitsch's *Beta*-Versuchen gewählt; Beginn 24. September; 10 Schälchen mit 30 Rübenzylindern; Zuckergehalt der Rübe (Polar.) 15,44 %; Invertzuckergehalt = 1,53 % des Rohrzuckergehaltes. Ende des Versuches: 22. Oktober. Die Flüssigkeit ergibt:

bei direkter Reduktion: 0,0114 g Cu;
nach Inversion: 0,0155 g Cu.

Also auch hier ein bedeutendes Überwiegen des Invertzuckers, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den Puriewitschschen Versuchen. Die absoluten Zahlenwerte sind bei Puriewitsch 30—40 mal so groß wie in obigem und meinen übrigen Versuchen. Da die von diesem Autor verwendeten Rübenstücke etwa ebenso groß waren, wie meine, so müßte jener entweder mit einer — auch

abgesehen von den Versuchsschwierigkeiten — ungeheuer zu nennenden Zahl von Säulchen gearbeitet haben, etwa 1000 (Angaben hierüber finden sich bei ihm nicht) oder aber — und dies ist offenbar der Fall — die Rübenstücke von Puriewitsch waren während des Versuches schwer geschädigt oder besser bereits mehr oder weniger abgestorben. Anders vermag ich wenigstens seine Angabe (a. a. O. S. 26 und 65) am Schlusse der Versuche: „Die Wurzelzellen zeigen sehr schwache (bzw. „sehr unbedeutende“) Rohrzucker-Reaktion“ — nicht zu verstehen. Es ist nach meinen oben mitgeteilten plasmolytischen Messungen und allen andern Erfahrungen gänzlich ausgeschlossen, daß zu irgend einer Jahreszeit oder unter irgend welchen Bedingungen unbeschädigte Rübenzellen in der kurzen Frist von vier Wochen sich nahezu völlig „entleeren“ sollten. Viel besser stimmen die von mir gefundenen, sehr viel geringeren Zuckermengen zu den erwähnten Messungen.

Ich glaube deshalb, und die weiteren Ausführungen werden das noch genauer dartun, daß wir die im übrigen so verdienstvollen Versuche von Puriewitsch, soweit sie sich auf *Beta* erstrecken, als unzulänglich außer acht lassen müssen.

Der in Anbetracht des normal geringen Invertzuckergehaltes der verwendeten Zuckerrübe auffällig hohe Anteil des direkt reduzierenden Zuckers am exosmierten Gesamtzucker veranlaßte mich, die Rübenzylinder sogleich nach Schluß des Versuches genauer zu untersuchen.

Die Oberfläche der Stücke hatte Kork angesetzt, jedoch nicht der an den feuchten Gips grenzende Teil derselben. Die angeschnittenen Cambialzonen hatten vielfach ein meist schwaches, callöses Gewebe gebildet. Der größte Teil der Stückchen wurde analysiert, und es ergab sich der Wert von 18,46 g direkt reduzierenden Zuckers auf 100 Teile Rohrzucker, d. h. eine Vermehrung während der Versuchsdauer um annähernd das Zwölffache des ursprünglichen Anteils. Da irgend ein nennenswertes Ansteigen desselben in den Rüben selbst während der Aufbewahrung bei Zimmertemperatur nach meinen zahlreichen Analysen niemals zu beobachten ist, so mußte der Grund für dies außergewöhnliche Verhalten in den besonderen Versuchsbedingungen gesucht werden.

Allerdings konnte selbst diese bedeutende Vermehrung des Invertzuckers zunächst noch nicht den Ausfall des Versuches 14 erklären. Nun wurde aber weiter festgestellt, daß ein gewisser Teil der Zellen, namentlich der peripher gelegenen, bei Abschluß des

Versuches bereits abgestorben war. Es ist nach einiger Übung möglich, größere Komplexe abgestorbener Wurzelzellen als solche schon makroskopisch zu erkennen, bei vereinzelten Zellen ist diese Entscheidung aber selbst unter dem Mikroskop ziemlich schwierig. Ein ausgezeichnetes Hilfsmittel bietet hier die Anwendung der auf S. 235 beschriebenen Färbung mit Toluylenrotbase, welche, da nach dem Tode der Zelle der die Speicherung des Farbstoffes bedingende Stoff sogleich nach außen diffundiert, auf den ersten Blick die Unterscheidung toter und lebender Zellen ohne Plasmolyse gestattet; in letzteren erscheint der Kern farblos, der Saft gefärbt, in ersteren nur der Kern, das Übrige nicht gefärbt.

Eine genaue Analyse der besonderen Versuchsbedingungen erschien nun nicht nur als notwendige Voraussetzung zum Verständnis der Exosmoseerscheinungen, sondern mußte auch erfolgen, um das unerwartete Auftreten von soviel Invertzucker in den Versuchsstücken mit den bisherigen Erfahrungen über das Fehlen einer Invertase in der fertigen Wurzel in Einklang zu bringen.

Die erste Vermutung ging dahin, daß die Invertzuckervermehrung mit dem Absterben gewisser Zellen in Verbindung stehen möchte. Dem schien allerdings zu widersprechen, daß eine typisch autolytische Rohrzuckerspaltung, welche also erst postmortal in Erscheinung träte, von mir sonst nicht, auch nicht in den Preßsäften der Wurzel aufgefunden werden konnte.

Immerhin glaubte ich noch einige Autolyse-Versuche auf etwas andere Art anstellen zu sollen, und zwar nach der für derartige Zwecke sehr bequemen Gefriermethode. Einer sei hier angeführt:

Versuch 15. Beginn 1. November. Zuckerrübe, Invertzuckergehalt 1,75 g auf 100 g Rohrzucker. Mit dem Korkbohrer steril entnommene Zylinderchen wurden steril in Reagenzgläser eingebracht, mit Watte verschlossen, darauf sofort in eine Kältemischung von 22° C auf 3 Stunden gebracht[1]) und nach dem Auftauen im Dunkel-

1) Die Anwendung sehr tiefer Temperaturen ist notwendig, um ein sofortiges, gänzliches Absterben der Stücke hervorzurufen. Über die Wichtigkeit dieses Punktes vgl. weiter unten. Bei Einwirkung einer Außentemperatur z. B. von — 12° C während einer Stunde bleiben die Cambialzonen in den Reagenzgläsern unter Umständen noch Monate lang am Leben. Wie tief die Temperatur in den Zylindern hierbei sank, habe ich nicht untersucht. Meist tritt übrigens infolge saurer Reaktion des ausgefrorenen Wassers bei derartigen Versuchen schließlich doch ergiebige Inversion ein (vgl. Abschn. A, Kontrolle mit $CaCO_3$-Zufügung), die noch durch Konzentrierung des Saftes infolge allmählichen Eintrocknens verstärkt wird.

schrank bei Zimmertemperatur stehen gelassen. Dem Eintrocknen der Stücke (vgl. Anmerk. S. 240) wurde durch Zufügung von etwas Wasser von Zeit zu Zeit vorgebeugt. Invertzuckergehalt der steril gebliebenen Stücke am 1. Dezember = 1,77 g auf 100 g Rohrzucker.

Daß es sich bei der bedeutenden Invertzuckervermehrung in Versuch 14 nicht etwa um eine durch die Exosmose des Invertzuckers in das umgebende Wasser veranlaßte weitere Rohrzuckeraufspaltung handelte, war schon nach dem Mißverhältnis zwischen der Menge des exosmierten und des nachgebildeten Invertzuckers nicht anzunehmen, wie auch folgender, gleichzeitig mit Versuch 14 eingeleiteter Parallelversuch lehrte.

Versuch 16. Von derselben Rübe wie zu Versuch 14 waren gleichzeitig mit den aufgegipsten Stücken andere Zylinderchen steril auf trockne Glasklötzchen gelegt worden, die bei gleicher Temperatur usw., in einer feuchten Doppelschale standen. Die Analyse fand ebenfalls am 22. Oktober statt und ergab hier einen Gehalt von 16,12 g Invertzucker auf 100 g Rohrzucker.

Die Lösung des Rätsels wurde bald gefunden, als ich die Vermutung, ob es sich etwa hier um einen spezifischen, durch traumatische Reizung veranlaßten Vorgang handele, nachprüfte. Die durch die Verwundung der relativ dünnen Stückchen auf ihrer ganzen Oberfläche bedingte hohe Reizintensität, würde die beobachtete Reaktionsgröße begreiflich erscheinen lassen[1]).

Zur Prüfung der Vermutung wurde eine Zuckerrübe einige Tage nach der Verwundung in der Nähe der Wundfläche und fern von ihr vergleichend auf ihren Invertzuckergehalt untersucht.

Versuch 17. Zuckerrübe, am 8. November durch Polarisation des mit glattem Schnitt entfernten unteren Endes bestimmt = 16,34 %; Anteil des Invertzuckers auf 100 Teile Rohrzucker = 2,11. Am 14. November wird nach Verweilen der Rübe bei Zimmertemperatur in feuchter Glocke eine zur Wundfläche parallele, 5 mm dicke Scheibe abgetragen und ebenso wie nochmals die Rübensubstanz in einer Entfernung von etwa 3 cm von der Wundfläche untersucht. Es ergibt sich für den Invertzuckeranteil:

Wundfläche = 3,97 } auf 100 Teile Rohrzucker.
übrige Rübe = 2,11 }

Ein weiterer Versuch sollte einen Begriff von der Geschwindigkeit der Aufspaltung geben.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, S. 577.

Versuch 18. Zuckerrübe mit 15,54 % Zucker. Invertzucker auf 100 Teile Rohrzucker = 0,49. Am 7. November werden steril mit dem Korkbohrer 6–7 cm lange zylindrische Stücke vom Durchmesser 1,2 cm in Reagenzgläser übertragen und hierauf eine Anzahl der Stücke zu verschiedenen Zeitpunkten auf Invert- und Rohrzuckergehalt untersucht, und zwar die etwa 2/3—1 mm dicke Außenschicht einerseits und die übrige Innenmasse andrerseits. Es ergibt sich an direkt reduzierendem Zucker (als Glukose berechnet) auf 100 Teile Rohrzucker:

	Außenschicht	Innenmasse
Zu Beginn des Versuches .	0,49	0,49
Nach 6 Stunden	0,51	0,49
„ 24 „	0,61	0,50
„ 72 „	3,44	1,12

Es folgt aus diesen Zahlen also, daß eine sehr rasche Rohrzuckerspaltung alsbald nach Anbringung der Wunde in den benachbarten Zellen einsetzt; die Reaktion blieb natürlich nicht auf die äußersten Zellschichten beschränkt, doch wird sie auf die kurze Entfernung bis zur Mitte der Stückchen hin ganz bedeutend schwächer.

Die mikroskopische Untersuchung der Bohrzylinder ergab nun weiter, daß im Gefolge der Verwundung regelmäßig Stärke in den reagierenden Zellen gebildet wird, die sonst in der Wurzel gänzlich vermißt wird[1]). Schon 6 Stunden nach der Verwundung waren bei obigem Versuch in den äußersten Zellen vereinzelte Stärkekörner zu sehen, die in Bau und Größe ganz denen der Stärkescheide des Blattstieles entsprechen. Nach 24 Stunden findet sich im gesamten Gewebe der Stücke Stärke, in jeder Zelle allerdings nur einzelne Körner. Nach 72 Stunden endlich hat noch eine Vermehrung der Körner im gesamten Querschnitt stattgefunden, die in jeder Zelle doch aber auch am Schluß nur ziemlich spärlich vorhanden sind. Natürlich erleidet die Vergleichbarkeit der Zahlenangaben der Versuche durch den kleinen Zuckerverbrauch zur Stärkebildung eine geringfügige Einbuße. Möglicherweise sind auch bei der Reduktionswirkung Spuren von Maltose als Zwischenstufe bei der Stärkebildung

1) Stärkebildung nach Verwundungen in Zuckerrüben hat bereits Schacht (Lehrb. S. 555 und de Vries, Landw. Jahrb., 1879, S. 492) beobachtet. Vgl. auch Strakosch, Vorkommen von Stärke in der Zuckerrübenwurzel (Österr.-ung. Zeitschr. Zuck., Bd. 38, 1909, S. 151 ff.). Auf diese Stärkebildung war bereits in Versuch 14 durch Verwendung verdünnten Äthylalkohols beim Ausziehen Rücksicht genommen worden.

im Spiel. Quantitativ sind diese Nebenvorgänge freilich infolge ihrer Geringfügigkeit nicht festzulegen.

Es kann keine Rede davon sein, daß hier etwa die gesamte Rohrzuckeraufspaltung zum Zwecke einer nachfolgenden Kondensation zu Stärke erfolgt. Dazu ist die Menge des am Schlusse mehrwöchentlicher Versuche vorhandenen Invertzuckers zu groß und die der Stärke bei weitem zu gering. Der Sinn dieser regulatorischen Bildung von Invertase ist vielmehr offenbar in der Produktion von Invertzucker als physiologisch aktiven Materials zu suchen, das die Pflanze für ihre Heilprozesse braucht. Hierbei darf auch die durch Verwundung hervorgerufene Steigerung der Atmungsenergie, die bei ruhenden Organen besonders hervortritt, natürlich nicht vergessen werden[1]).

Bei den Versuchen mit isolierten zylindrischen Stückchen in feuchter Atmosphäre beginnt schließlich ein Teil der Zellen (es sind dies zuerst gewöhnlich die peripheren Parenchymzellen, dann auch die inneren; am längsten bleiben die Zellen der Kambialstreifen lebend) abzusterben, und zwar je nach dem Material nach Ablauf von 3—6 Wochen. Man findet dann in solchen Zellen neben der (intakten!) Stärke fast ausschließlich nur noch Invertzucker.

Versuch 19. In bekannter Weise wurden am 26. Januar Bohrzylinder steril in Reagenzgläser übertragen und für Feuchterhaltung der Stücke durch zeitweiliges Zufügen von sterilem Wasser Sorge getragen. Invertzucker = 1,87 g (als Glukose berechn.) auf 100 Teile Rohrzucker. Vom Rest der Rübe wurde Preßsaft im Brutschrank weiter beobachtet; Polarisation am 26. I. beträgt + 18,4°. Am 31. März wird der Versuch abgeschlossen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt in allen Zellen Stärke und ergibt mit Hilfe der Toluylenrotbase, daß die Gewebe mit Ausnahme der Kambialzonen und einzelner anderer Gewebekomplexe abgestorben sind. Vor der Analyse werden die Kambialzonen ausgeschnitten; sie ergibt, daß auf 100 g Invertzucker im übrigen Gewebe nur noch 9,19 g Rohrzucker kommen[2]). Polarisationswert des Preßsaftes am selben Tage + 18,3°; Reaktion schwach sauer.

---

1) Richards, Annals of botany, 1896, X, 531; Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1, 576; Friedrich, Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1908, Bd. XXI, S. 330.

2) Die Aufspaltung des Rohrzuckers wäre offenbar autolytisch noch weiter gegangen, wenn nicht noch lebende Zellen im Spiel gewesen wären.

Schließlich sei noch als Beispiel mehrerer gleichsinnig verlaufener ein besonders instruktiver Versuch angeführt, der die kräftige, infolge Verwundung einsetzende Invertasebildung erkennen läßt.

Versuch 20. Zwei ungefähr gleich große Zuckerrüben wurden in je zwei Längshälften zerschnitten. Je eine der Hälften (A) wurde sofort (am 10. März) zerkleinert und gemeinsam ausgepreßt. Die andern (B) wurden in etwa 2—3 ccm große Stücke zerschnitten, in großen Doppelschalen, also feucht, noch 4 Tage stehen gelassen und darauf erst weiter zerkleinert und ausgepreßt. Beiderlei Preßsäfte waren von Anfang an im Überschuß mit $CaCO_3$ versetzt worden. Die Polarisationswerte waren:

	10. März	14. März	15. März	19. März	26. März
A	+ 19,5°	+ 19,5°	+ 19,5°	+ 19,5°	+ 19,5°
B	—	+ 16,9°	+ 15,5°	+ 11,9°	+ 4,9°

Für unsere Exosmoseversuche, um nunmehr zu diesen zurückzukehren, ergibt sich aus diesen und ähnlichen Versuchen, daß, wenn gerade die peripheren Zellen, wie meist, bei vierwöchentlicher Versuchsdauer zum erheblichen Teil abgestorben sind, wir in ihnen nur noch Invertzucker anzunehmen haben. Da sie nun an das umgebende Wasser natürlich außerordentlich viel mehr von ihrem Zucker abgeben werden als die fast impermeablen lebenden Zellen, so erklärt sich auf diese Weise der auffallend hohe Invertzuckergehalt der Kulturflüssigkeit in Versuch 14.

Bei den weiteren Versuchen dieser Art wurde auf die nunmehr aufgeklärte Sachlage insofern Rücksicht genommen, als das Absterben von Zellen nach Möglichkeit vermieden wurde. Ganz läßt sich dies jedoch nicht erreichen. Speziell in der an den Gips anstoßenden untersten Schicht findet man stets, vermutlich infolge der mangelhaften Sauerstoffzufuhr, einzelne abgestorbene Zellen. Die Dauer der Versuche wurde jedenfalls noch etwas eingeschränkt, das Flüssigkeitsniveau tieferliegend gewählt und nach Untersuchung jedes einzelnen Bohrzylinders bei Abschluß des Versuches nur solche berücksichtigt, welche keine größeren Komplexe toter Zellen aufwiesen.

Versuch 21. Ganz entsprechend Versuch 14. Beginn am 2. Februar. Die verwendete Zuckerrübe enthielt auf 100 g Rohrzucker 1,21 g Invertzucker. Den obigen Anforderungen entsprachen nach Versuchsabschluß am 24. Februar 24 Schälchen mit je 4 Gipsblöckchen. Die Hälfte der eingeengten Versuchsflüssigkeit ergab

bei der direkten Reduktion unter Verdoppelung des Mittels beider Parallelbestimmungen im ganzen 0,0147 g Cu; die andere Hälfte nach Inversion 0,0571 g Cu, was einen Anteil des Invertzuckers am „Gesamtzucker“ von etwa 25,7 % ausmacht; der etwa 2/3 mm dicke, äußere, etwas callöse Mantel der Stücke ergab 35,9 und die inneren Partien 8,8 Teile Invertzucker auf je 100 Teile Rohrzucker.

Auch hier ist ein noch recht hoher Invertzuckergehalt in der Kulturflüssigkeit zu konstatieren. Berücksichtigt man aber, daß die äußerste Zellschicht, welche allein mit dem Messer abzutrennen ja unmöglich war, wenigstens zum Schluß dieses Versuches sicherlich weit mehr Invertzucker als nur 35,9 auf 100 Teile Rohrzucker enthalten hat, so wird man den Gehalt an letzterem noch als erstaunlich hoch bezeichnen müssen und ohne Bedenken schließen dürfen, daß bei der Entleerung der normalen, nicht invertasehaltigen Rübe, deren Verhältnisse solche Exosmoseversuche eben infolge Störung durch sekundäre traumatische Prozesse nicht nachahmen können, der Zucker als Rohrzucker wandert. — Die Zahlen eines letzten, im Frühjahr angestellten, analogen Versuches waren folgende:

Versuch 22. Ganz entsprechend Versuch 14. Beginn am 11. April. Steril erwiesen sich am 1. Mai 22 der Schälchen mit je 4—5 Bohrzylinderchen. In der Kulturflüssigkeit beträgt der Invertzuckeranteil etwa 31,0 % des „Gesamtzuckers“; in dem äußeren, etwa 1 mm dicken Mantel der Bohrzylinder kommen 52,31 und im Innern 11,22 Teile auf 100 Teile Rohrzucker.

An den Zylindern dieses Versuches wurde auch der Turgordruck verfolgt. Grenzkonzentration zu Beginn des Versuches = 0,85 m Rohrzucker; bei Beendigung desselben 0,95 m Rohrzucker. Der Druck in den invertzuckerreichen Randzellen ist nicht höher als in der Mitte des Gewebes. Es muß also zweifellos eine sehr wesentliche Regulation des Turgordrucks in den Objekten stattgefunden haben, was dadurch möglich ist, daß Nicht-Zuckerstoffe einen bedeutenden Anteil an den osmotischen Kräften des Zellsaftes haben. Eine Änderung der Permeabilität ist, wie längere Plasmolysen zeigen, gegenüber den auf S. 236 dargestellten Verhältnissen nicht eingetreten.

c) Ausblick
auf die intramolekulare Atmung der Rüben.

Die Tatsache, daß unter den durch traumatischen Reiz ausgelösten Stoffwechselvorgängen die Bildung einer Invertase hervor-

tritt, gab Veranlassung, auch noch einen Blick auf die Vorgänge bei der intramolekularen Atmung der Rüben zu werfen. Es wurde schon auf S. 215 hervorgehoben, daß unseren Erfahrungen, wonach invertasische Fähigkeiten in der fertigen Rübe regelmäßig vermißt werden, die Angaben Stoklasas gegenüberstehen, welcher fand, daß bei der intramolekularen Atmung ähnlich wie bei der Hefegärung eine Inversion des Rohrzuckers der weiteren Spaltung des Zuckermoleküls vorangeht.

Stoklasa und seine Mitarbeiter erzielten bei ihren Versuchen den Sauerstoffabschluß so, daß sie Zuckerrüben in Gefäßen mit ausgekochtem Wasser, über dem sich Wasserstoff befand, untergetaucht hielten. Hierbei wurden die typischen Gärungsprodukte, Äthylalkohol und Kohlensäure gemessen. Auf die Mitwirkung einer Invertase schlossen die Autoren aus dem Auftreten bedeutender Mengen von Invertzucker in der Kulturflüssigkeit. Schließlich finden wir auch noch die Angabe, daß es ihnen gelungen sei, aus dem Preßsaft einer Zuckerrübe, welche 14 Tage anaërob geatmet hatte, eine Invertase darzustellen, sowie die Beschreibung des dabei angewandten Verfahrens.

Im Anschluß an diese Angaben Stoklasas seien meine eigenen Erfahrungen wiedergegeben. Stoklasa arbeitete, um die Gärprodukte messen zu können, bei seinen zahlreichen Versuchen mit außerordentlich großen Mengen Rübensubstanz und sehr großen Glasgefäßen.

Mir ist es nun leider trotz besonderer Vorsicht und Befolgung der Stoklasaschen Vorschriften nicht geglückt, beim Arbeiten auch nur mit ähnlichen Mengen die erforderliche Sterilität zu wahren. Die Versuche wurden daher auf einen kleineren Maßstab verringert, was umsomehr geschehen konnte, als es mir nur um eine qualitative Nachprüfung zu tun war.

Ich operierte mit Präparatengläsern, welche 4 cm lichte Weite und etwa 16 cm Höhe hatten. In die Gläser kam je ein entsprechend dickes zylindrisches, steril ausgeschnittenes Rübenstück. Nach anfänglicher Durchleitung eines konstanten Wasserstoffstromes überzeugte ich mich später, daß die Versenkung in gekochtes destilliertes Wasser allein genügt, um sogleich intramolekulare Atmung herbeizuführen. Selbst bei einer derartigen Vereinfachung des Versuches mußte immer noch ein erheblicher Teil derselben infolge Verunreinigung ausscheiden.

Versuch 23. Beginn 15. März. Invertzucker auf 100 Teile Rohrzucker in der verwendeten Rübe 1,92. Die Rübenstücke scheiden in der ersten Woche ziemlich viel CO_2 aus; nach bereits 2—3 Tagen erkennt man schon beim Schräghalten der Gläser an den auftretenden Schlieren in der Nähe der Rübenstücke, daß sie reichlich Rohrzucker abgeben. Schluß des Versuches am 29. März. Die 300 ccm betragende ziemlich neutrale Kulturflüssigkeit wird in zwei Hälften geteilt. Die erste Hälfte wird schwach angesäuert und destilliert. Die ersten 15 ccm des Destillats werden nach Müntz mit viel kristallisiertem Na_2CO_3 und pulverförmigem Jod versetzt. Starke Jodoformreaktion. Die andere Hälfte enthält 4,71 Teile Invertzucker (als Glukose ber.) auf 100 Teile Rohrzucker.

Die verwendeten, äußerlich ziemlich unverändert aussehenden Rübenstückchen enthalten abgestorbene Zellen (Neutralrotbase!), sind aber meist (auch die Randzellen) noch lebend. Der Turgordruck ist von anfänglich 0,90 m Rohrzucker auf 0,35—0,40 m zurückgegangen, wohl größtenteils infolge Zuckerverlustes durch Exosmose. Auch die Rübenstückchen enthalten Alkohol. Der Invertzucker in denselben beträgt auf 100 Teile Rohrzucker 3,11. Preßsaft, der zu Versuchsbeginn aus der verwendeten Rübe hergestellt war, zeigt am Schluß die ursprüngliche Drehung von $+19,5^0$. Reaktion schwach sauer.

Aus diesem und einigen analog verlaufenen ähnlichen Versuchen geht also hervor, daß hierbei eine der Hefegärung entsprechende Zuckerspaltung in C_2H_5OH und CO_2 zweifellos stattfindet. Dieser Prozeß verlief jedoch stets unter schweren Schädigungen der Zellen, die schon in den ersten Versuchstagen an reichlicher Zuckerdiffusion kenntlich war, und führte oft schon im Verlauf von 9—14 Tage zum Tode der meisten Zellen[1]).

Der wichtige Punkt war, daß also in der Tat eine Rohrzuckerinversion mit einherlief und zweifellos eine Invertase-Neubildung stattgefunden hatte. Daran knüpfte sich aber die weitere Frage, ob bei diesen Versuchen die Invertasebildung wirklich in die durch Mangel an freiem Sauerstoff ausgelöste Kette von Prozessen als deren erstes nachweisbares Anfangsglied einzureihen sei, ob also gewissermaßen das Enzym von den Zellen regulatorisch gebildet

1) Was den frühen Tod der Zellen herbeiführt, ist mittelbar oder unmittelbar der Sauerstoffmangel. Man wird kaum geneigt sein, an eine Selbstvergiftung durch Alkohol zu denken. Mangel an vergärbarem Zucker liegt selbstverständlich nicht vor.

wird, um vergärbaren Zucker für die Anaërobiose zur Verfügung zu haben.

Ich glaube, daß diese Frage zu verneinen ist. Es zeigte sich nämlich, daß die bei der Anaërobiose stattfindende Inversion derjenigen, welche durch traumatischen Reiz hervorgerufen wird, darin gleicht, daß sie hauptsächlich an und nahe der Oberfläche der Versuchsstücke stattfindet, welche ja auch hier unvermeidlicherweise eine Wundfläche bildet, ebenso wie bei den Stoklasaschen Versuchen, der das Periderm abtrennte und die so entstandene Wundfläche nochmals mit sehr starker (0,5-proz.) Sublimatlösung behandelte.

Versuch 24. Beginn: 14. Januar. Die Zuckerrübe enthält auf 100 Teile Rohrzucker 0,77 Teile Invertzucker. Steril entnommene Zylinder wie oben in Präparatengläser versenkt und unter der Luftpumpe zur Entfernung der intercellularen Luft injiziert. Am 16. Januar beträgt die Invertzuckerzahl für den äußeren, 1 mm dicken Mantel der Stücke 1,63 und für das innere Gewebe 0,81. Stärke tritt hier so wenig wie bei anderen Anaërobenversuchen auf, auch niemals callöses Wundgewebe. Die Drehung des Preßsaftes, welche zu Anfang des Versuches + 18,3° betragen hatte, ist am 28. Januar noch unverändert.

Diese und ähnliche, analog verlaufene Versuche sprechen doch sehr zugunsten der Annahme, daß auch bei diesen Versuchen die erhöhte Invertzuckerbildung durch den Wundreiz verursacht ist. Bei Sauerstoffmangel kann nur diese erste Stufe des Reaktionsprozesses ungehindert stattfinden, während die Stärkebildung und das callöse Wachstum unterbleiben. Es entstehen weit mehr Invertzuckermengen, als auch nur annähernd vergoren werden könnten. Für die so kurze Zeit, welche die Zellen intakt bleiben, dürfte sogar der primäre Invertzuckergehalt ausreichen. Immerhin wird durch unsere Versuche die Frage nicht beantwortet, ob nicht auch merkliche Inversion als direkte Folge der intramolekularen Atmung stattfinden kann. Eine eindeutige Lösung dürfte aber besondere experimentelle Schwierigkeiten bieten[1]).

d) Das Verhalten in der zweiten Vegetationsperiode.

Es wurde bereits im Abschnitt b) auseinandergesetzt, daß der Zucker beim Wiederaustreiben in der Wurzel — entgegen den

---

1) An eine Gewinnung des Enzyms war bei den geringen Mengenverhältnissen natürlich nicht zu denken.

Versuchen von Puriewitsch — als Rohrzucker auswandert, daß aber eine Änderung in der Permeabilität der Wurzelzellen hierbei mit unseren Methoden nicht nachgewiesen werden konnte. Theoretisch ist eine solche aber im „Rübenkopfe" natürlich zu fordern; denn auf der einen Seite muß im ersten Vegetationsjahr natürlich ein der Speicherung entgegenwirkender Übertritt von Rohrzucker ins Laub vermieden werden; da die Blattstiele und die Spreiten aber, wie die Kulturversuche ergeben, für Rohrzucker keineswegs impermeabel sind, muß diese impermeable Zone im Rübenkopfe gesucht werden. Da der Rohrzucker aber andererseits, wie außer den übrigen im genannten Abschnitt mitgeteilten Tatsachen schon der Mangel an Invertase zeigt, bei der Auswanderung in die jungen oberirdischen Organe im Frühjahr als Rohrzucker übertritt, so kann zu dieser Zeit eine für ihn impermeable Zone im Rübenkopf nicht mehr bestehen[1]).

Bei Übertritt in die jungen oberirdischen Organe wird der Rohrzucker sogleich mit Hilfe einer in ihnen von Anfang an vorhandenen Invertase kräftig gespalten. Über den Zuckergehalt dieser Organe haben wir z. B. die Angaben von Lindet (a. a. O.), von denen einige wiedergegeben seien. Er fand z. B.:

		In 100 ccm Saft:		
		Rohrzucker	Glukose	Fruktose
Blattstiele mit sehr kleinen Spreiten aus Mieten (Dezember)		2,85	0,29	0,03
Blätter im Keller ausgeschlagen (Mai)[2])	Stiele	0,39	2,02	0,54
	Spreite	0,04	0,35	0,14
Bei Licht ausgeschlagene Blätter (Mai)	Stiele	0,18	0,86	0,10
	Spreite	0,00	0,35	0,06

1) Strohmer, Über Aufspeicherung und Wanderung des Rohrzuckers in der Zuckerrübe (Österr.-ung. Zeitschr. Zuck., 37 1909, S. 18 ff.) nimmt irrigerweise eine Inversion im Rübenkopfe an.

2) Angesichts der neueren Erörterungen über die Bedeutung der Stärkescheide (vgl. z. B. Usslep: Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide in oberirdischen Pflanzenteilen. Beihefte z. Bot. Centralbl., 26, 1910, 1. Abt., S. 341) will ich eine gelegentliche Beobachtung nicht unerwähnt lassen, die ich an Zuckerrüben machte, welche zum Zwecke von Zuckeruntersuchungen in den Blättern im Herbst in Töpfe gepflanzt waren und bei vollständiger Verdunkelung Blätter getrieben hatten. Die Stärkescheiden in den Blattstielen und auch den größeren Rippen dieser im Dunkeln erwachsenen Blätter enthielten stets Stärkekörner, wenn auch nicht so reichlich wie Lichtblätter. Auch diese Beobachtung, an die ich weitere Versuche nicht geknüpft habe, weist m. E. auf eine fundamentale Bedeutung der Stärkescheide hin.

Mikrochemische Untersuchungen zur Auffindung von Invertzucker sind bei Gegenwart von Rohrzucker recht heikel. Von meinen unbefriedigenden Erfahrungen mit der Phenylhydrazinmethode war ja oben schon die Rede. Aber auch bei der mikrochemischen Verwendung von Fehlingscher Lösung ist große Vorsicht geboten und stete Kontrolle durch makrochemische Analysen notwendig.

Besonders leicht findet beim Erwärmen der Schnitte Inversion des Rohrzuckers durch den sauren Zellsaft statt, bevor das alkalische Reagens eingedrungen ist, wovon man sich an Schnitten durch Rübenwurzeln, die fast ganz frei von Invertzucker sind, überzeugen kann. Rasches Erhitzen bezw. Eintragen der Schnitte in das kochende Reagens hilft ebensowenig sicher wie besonders langsames Erwärmen, bei welchem überdies noch Zuckerdiffusion vor Beginn der Reduktion erfolgt.

Die von Lidforss[1]) vorgeschlagene alkoholische Fehlingsche Lösung dringt schneller ein, aber auch hier kommt es häufig zu ungewollten Inversionen.

Längsschnitte durch austreibende Rüben, welche junges Blattgewebe und einen Teil des Rübenkopfes zugleich enthalten, zeigen, wenn die Behandlung mit Fehlingscher Lösung gelungen ist, scharf den Unterschied zwischen dem unveränderten Speichergewebe und den mit basischem Kupfer erfüllten Zellen des jungen Gewebes. Auch tritt an solchen Schnitten sehr schön hervor, daß offenbar alle Zellen des Schnittes mit Ausnahme der Epidermis und der mechanischen Elemente reich mit Zucker erfüllt sind. Speziell ergab sich auch an solchen Schnitten kein Anhaltspunkt für eine Bevorzugung der Siebröhren in dieser Hinsicht (vgl. S. 232).

Eine Reihe makrochemischer Analysen zeigte mir, daß es in der Tat zu keiner Zeit während des Austreibens zu einer Invertzuckerbildung im Rübenkopfe kommt.

Datum	Zuckergehalt der ganzen Rübe	Invertzucker auf 100 Rohrzucker im Kopf	Bemerkungen
15. Dezember	17,52 %	1,12	Im Oktober in Töpfe gepflanzt und öfter der Blätter beraubt.
3. Februar .	14,31 „	0,98	
17. März . . .	15,88 „	1,32	
12. Mai . . .	14,12 „	0,79	Ende April ins Freie verpflanzt
13. Juni . . .	13,86 „	0,35	
5. Juli . . .	16,54 „	0,61	

1) B. Lidforss in Lunds Univ. Årsskr., 28, 1892 (vgl. Bot. Centralbl.).

Es ist nun interessant, daß sich die blütentragenden Langsprosse etwas anders verhalten als die grundständigen Blätter. Ich habe solche einige Male analysiert und fand für die Hauptachse:

	In 100 ccm Saft:	
	Rohrzucker	Invertzucker
15. Mai	1,35	0,23
13. Juni	2,52	0,45
17. Juli	1,88	0,10

Diese Zahlen stimmen überraschend gut zu einer Angabe, die ich bei Lindet (a. a. O., S. 107) finde, wonach am 12. Oktober in den Achsen und Blattstielen der blühenden Sprosse auf 100 ccm Saft 2,17 g Rohrzucker und 0,11 g Glukose sowie Spuren von Fruktose kamen, während die Blattspreiten nur Invertzucker enthielten.

Wir haben danach wahrscheinlich einen kontinuierlich aus der Wurzel in die Achse der Blütensprosse trotz deren Invertasegehalt (vgl. S. 215) aufsteigenden Strom von Rohrzucker anzunehmen und nur eine teilweise Invertierung desselben bei Eintritt in die Sproßbasis. Erst am Orte des Hauptverbrauchs, also in der Blütenregion selbst, wird der Rohrzucker zur weiteren Nutzbarmachung invertiert.

Da nichtsdestoweniger auch in den Blütenachsen die Permeabilität für Rohrzucker nicht größer als im Blattstiel ist, neigte ich früher zu der Annahme, daß für die Zuckerzuführung zu einem derartig in die Länge wachsenden Organ noch andere Momente als der langsame Diffusionsstrom durch das lebende Parenchym in Betracht kommen müßten. Möglich erschien mir z. B. eine periodische Mitwirkung innerer Druckfiltration in die Gefäßbahnen, doch sind meine Bemühungen, derartigen Vorgängen durch mikrochemische Untersuchung oder auf Grund von Blutungserscheinungen an dekapitierten Sprossen auf die Spur zu kommen, vergeblich gewesen.

Im Anschluß an die bekannten älteren Erörterungen über die geringe Eignung der Diffusion zur Erzielung ausgiebiger Stofftransporte infolge ihrer Langsamkeit und die Notwendigkeit beschleunigender Faktoren hierbei hat Rywosch[1]) neuerdings darauf aufmerksam gemacht, daß solche Wirkungen möglicherweise durch

1) Über eine Diffusionsbeschleunigung der Dextrose. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 29, 1911, S. 204.

bloße Anwesenheit anderer Stoffe ausgeübt werden könne; so fand er Beschleunigung der Traubenzuckerdiffusion durch bloße Rohrzuckergegenwart. Es ist aber nicht einzusehen, wie solche Möglichkeiten gegenüber der minimalen Permeabilität der Plasmahaut eine Rolle spielen sollten.

C. Bemerkungen über das lokalisatorische Verhältnis von Rohrzucker und Invertase bei *Beta*.

Während im Tierkörper im allgemeinen die Enzymsekretion an bestimmte Organe von drüsigem Bau gebunden erscheint, ist bei Pflanzen eine ähnliche histochemische Spezialisierung nur für besondere Fälle nachgewiesen. Man vergleiche u. a. die Angaben über Sekretionsdiastase, Emulsin, Myrosin usw. Speziell für die beiden letzteren hat Guignard es wahrscheinlich gemacht, daß hier Glukosid und Enzym in verschiedenen Zellen gebildet werden und erst durch Sekretion bzw. beim Zerreiben der Gewebe zusammengebracht werden. Es gelang ihm, mit Hilfe einiger einfacher mikrochemischer Reaktionen diejenigen Zellen, in denen er das Enzym vermutete, sicher ausfindig zu machen und durch entsprechende mechanische Trennung der Enzym- und nicht enzymhaltigen Teile, z. B. in den Blättern und jungen Zweigen von Amygdalus laurocerasus nachzuweisen, daß nur die ersteren Amygdalinlösungen in Benzaldehyd und Blausäure zu zerlegen vermögen.

Bei meinen Untersuchungen an *Beta* habe ich die Möglichkeit einer separaten Rohrzucker- und Invertaselokalisierung wohl im Auge behalten und hatte speziell die auf S. 236 erwähnten Zellen mit alkalisch reagierenden Zellsäften im Parenchym und besonders auch in der Nähe der Gefäßstränge längere Zeit im Verdacht, die Orte der Invertasebildung zu sein, habe aber niemals positive Anhaltspunkte für diese Annahme finden können. Dagegen aber sprach namentlich u. a. die invertierende Wirkung gefäßbündelfreier Blattparenchymstücke auf Rohrzuckerlösungen.

Ich bin daher jetzt nach Überblickung meines gesamten Tatsachenmaterials zu der Überzeugung gelangt, daß die einzige Trennung von Invertase und Rohrzucker darin besteht, daß jene im Plasma, dieser im Zellsaft vorhanden ist.

Ich möchte hier nicht in lange theoretische Erörterungen über die Invertasesekretion eintreten, doch mögen wenigstens einige Punkte, soweit tatsächliche Unterlagen vorhanden sind, hervorgehoben werden.

Wir sehen, daß die Invertase zwar in den meisten Organen der Pflanze dauernd vorhanden ist, in anderen, wie den älteren resp. ausgewachsenen Wurzeln aber fehlt. Auch hier kann sie indessen jederzeit, z. B. durch Wundreiz, regulatorisch gebildet werden.

Doch wird auch in denjenigen Zellen, in denen sie dauernd fertig gebildet vorhanden ist, ihre Tätigkeit den jeweiligen Bedürfnissen entsprechend reguliert. Ich möchte hierfür an die junge Wurzel erinnern, deren Preßsäfte bei der Autodigestion rasch ihren gesamten Rohrzucker aufspalten, deren unversehrte Zellen aber neben Rohrzucker stets nur verschwindend wenig Invertzucker enthalten und sogar offenbar kondensatorisch tätig sind.

Bezüglich der Frage, welcher Mittel sich die Pflanze in diesem Falle zur Selbststeuerung bedient, sind die beiden Möglichkeiten ins Auge zu fassen, ob die Inversion im Plasma oder im Zellsaft nach vorangegangener Enzymsekretion erfolgt.

Beobachtungen, welche die Frage nach der einen oder andern Richtung hin entscheiden, habe ich nicht zu verzeichnen, möchte mich jedoch für die erstere Annahme erklären; denn angesichts der dauernden sauren Reaktion der Zellsäfte würde schwer begreiflich sein, mit welchen Mitteln die Zelle selbststeuernd noch in den einmal eingeleiteten Prozeß eingreifen könnte, d. h. eine gänzliche Rohrzuckeraufspaltung hindern wollte, wenn das Enzym einmal sezerniert ist. Die Reaktionsprodukte (Glukose, Fruktose), obwohl in gewissem Sinne spezifische Paralysatoren[1]), können für die Selbststeuerung natürlich gar nicht in Frage kommen[2]). Und doch muß eine solche zweifellos möglich sein, wie es, abgesehen von allem andern (Speicherung usw.), allein die Regulation des Turgors[3]) und ihre Abhängigkeit gerade von den osmotisch so verschiedenwertigen Zuckern erfordert.

Aus lebenden *Beta*-Zellen ist nach meiner Erfahrung eine Invertasesekretion nicht zu beobachten. Es ergab sich speziell bei den Versuchen über intramolekulare Atmung, daß eine Abgabe des Enzyms an die Kulturflüssigkeit selbst dann noch nicht stattfindet, wenn die Zellen ihre semipermeablen Eigenschaften, an der Rohr-

---

1) Armstrong, Studies on enzyme action. Proc. Roy. Soc., 79, 1907, 360.

2) Antifermente gegen Invertase sind, abgesehen von einem sehr schwachen Immunferment (Schütze und Bergell, Zeitschr. klin. Med., 61, 1907, 306) bisher m. W. bei keinem Organismus gefunden.

3) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung.

zuckerdiffusion beurteilt, schon teilweise eingebüßt haben. Erst nach dem teilweisen oder völligen Absterben der Stücke konnten in der Versuchs-Flüssigkeit einige Male weitere Aufspaltungen konstatiert werden, die den Schluß auf eine vorangegangene postmortale Diffusion von Invertase in dieselbe gestattete. Ein derartiger Versuch sei in aller Kürze erwähnt:

Versuch 25. Beginn 2. April, ganz nach Art von Versuch 23 hergerichtet. Es werden aus zweien der je 70 ccm Flüssigkeit enthaltenden Versuchsgläser (A u. B) am 8. April mit steriler Pinzette die Rübenstücke entfernt und gleichzeitig mit steriler Pipette nach Schütteln der Gläser Flüssigkeit zur Polarisation entnommen. Drehung in A + 1,9°, in B + 2,7°. Die sich selbst überlassenen, steril gebliebenen Flüssigkeiten haben bei einer zweiten Polarisation am 1. Mai ihre Drehung nicht verändert. Aus zwei weiteren Versuchsgläsern (C und D) werden die Rübenstücke in analoger Weise erst am 19. April entfernt. Die Drehung einer Probe der Versuchsflüssigkeiten beträgt am gleichen Tage bei C + 5,2°, bei D + 4,8°. Dieselbe ist am 17. Mai bei C + 2,0°, bei D + 0,9°. Bakterien o. dgl. haben sich nicht entwickelt.

Bei einem anderen, analogen Versuch hatten die Rübenstücke 8 Tage in der Flüssigkeit verweilt, ohne daß Invertase hineingelangt war.

Derartige Versuche gestatten natürlich noch nicht den bindenden Rückschluß, daß nun auch eine Sekretion in den Zellsaft nicht stattfindet, sie sind jedoch, wenn man den Invertasereichtum gerade der an die Flüssigkeit anstoßenden Oberflächenzellen bedenkt, doch als Argument zugunsten unserer Annahme, daß die Spaltungen des Rohrzuckers, ähnlich wie die Bildung transitorischer Stärke, beim Durchströmen desselben durch das Plasma stattfinden, nicht ganz belanglos.

Auf die Vorteile dieser Annahme für das physiologische Verständnis im einzelnen hinzuweisen, möchte ich hier unterlassen. Erwähnt sei nur noch, daß wir schon angesichts der Fülle gleichzeitiger enzymatischer Prozesse diese in Anlehnung an die bekannten von Hofmeister[1]) entwickelten Vorstellungen möglichst in das Plasma verlegen müssen. Ich glaube, daß die Anschauungen über

1) „Die chemische Organisation der Zelle", Braunschweig, 1901. Vgl. dazu Jacoby in Oppenheimers Handb. d. Biochemie, II, 1 (Jena 1908).

die Plasmastruktur, die neuerdings Lepeschkin[1]) auf kolloidchemischer Grundlage geäußert hat, derartigen Vorstellungen sehr zu Hilfe kommen. Entspricht das Plasma einer kolloidalen Emulsion, so würden wir uns die chemischen Mittel der Zelle an die der dispersen Phase entsprechenden Kolloide gebunden vorzustellen haben, denen die reagierenden Stoffe vermöge des Dispersionsmittels des Plasmas zugeführt werden. Was dieses letztere aber anbelangt, so wird der unübersehbare Komplex regulatorischer Funktionen, die wir ihm zuerkennen müssen, auch die Fähigkeit einschließen, die Wechselwirkung derartiger disperser Einschlüsse mit permeierenden Stoffen in weitgehender, für uns vorläufig nicht weiter analysierbarer Weise den jeweiligen Bedürfnissen entsprechend zu variieren oder unmittelbar zu unterbrechen.

Es bedarf schließlich noch besonderer Erwähnung, daß ich, speziell in der ausgebildeten Wurzel, welche nach Verwundung so leicht Invertase zu bilden vermag, nach einer „proenzymatischen" Vorstufe der Invertase, die bei einigen anderen Enzymen physiologisch bedeutungsvoll ist, vergeblich gesucht habe. Auch einen etwa als „Aktivator" in Betracht kommenden Stoff konnte ich nicht auffinden, als ich Preßsäfte von ruhenden Rüben mit Säuren, Extrakten aus verwundeten Wurzeln usw. behandelte.

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

A. Zuckerwanderung.

1. Der Zucker strömt nicht, wie nach dem Vorgange Czapeks neuerdings allgemein angenommen wird, als Rohrzucker, sondern hauptsächlich als Invertzucker (speziell vielleicht Fruktose) der Wurzel zu, um dort erst zu Rohrzucker kondensiert zu werden.

2. Auf dem Wege von der Spreite basalwärts in den Blattstiel wandert neben Invert- auch Rohrzucker; der Übertritt in die Wurzel erfolgt aber lediglich als Invertzucker.

3. Der Zucker wandert in der zweiten Vegetationsperiode innerhalb der Wurzel als Rohrzucker und wird erst beim Eintritt in die Blätter gespalten.

1) „Über die Struktur des Protoplasmas". Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXIX, 1911, S. 181, und andere Aufsätze. Man vergleiche hierzu übrigens auch die im Plasma sichtbaren Veränderungen, welche (von Guignard u. a.) beim Auftreten von Emulsin, Diastase usw. direkt beobachtet wurden.

4. In den Achsen der blütentragenden Langsprosse steigt sehr wahrscheinlich ein Rohrzuckerstrom aufwärts. Erst in den jungen Blüten findet eine weitere Inversion statt.

B. Permeabilität.

5. Die Zellen der Blätter und Blattstiele sind permeabel für Raffinose, Rohrzucker, Maltose und mehr oder weniger für alle geprüften Hexosen, aus denen sie Stärke zu bilden vermögen. Dies gilt auch für eine Methylpentose (Rhamnose) und Glyzerin, nicht aber für andere leicht permeierende höherwertige Alkohole, soweit geprüft und ebenso wenig für die Pentosen Arabinose und Xylose.

6. Das Maß der Permeabilität, nach der plasmolytischen Methode untersucht, ist für Rohrzucker und die Invertzucker sehr gering und liegt knapp über der Fehlergrenze. Glukose und Fruktose permeieren etwas leichter als Rohrzucker. Beleuchtungsverhältnisse üben einen meßbaren Einfluß nicht aus.

7. Dagegen konnten, offenbar im Zusammenhang mit der Ableitung der Assimilate, regulatorische Permeabilitätsänderungen wahrgenommen werden.

8. Die Zellen der Wurzel zeigen noch geringere Permeabilität für die genannten drei Zuckerarten als diejenigen des Laubes.

9. Die Exosmose des Zuckers aus der ausgewachsenen Wurzel wurde genauer studiert. Es exosmiert hauptsächlich Rohrzucker. Die bekannten älteren Versuche von Puriewitsch hierüber sind zu beanstanden.

10. Die Siebröhren sind nicht permeabler für Zucker als die andern Zellen und dürften bei der Zuckerwanderung schwerlich eine besondere Rolle spielen.

C. Invertase.

11. Invertase bei *Beta* ist wasserlöslich und in allen Teilen der Pflanze mit Ausnahme des Samens und der fertig ausgebildeten Wurzel dauernd vorhanden.

12. Die junge Wurzel des Keimlings enthält ebenfalls Invertase; im weiteren Wachstum nehmen die invertasischen Fähigkeiten der Wurzel rasch ab und beschränken sich schließlich in der Hauptsache auf die jüngsten wachsenden Partien. In der fertigen Wurzel wird auch beim Austreiben im zweiten Vegetationsjahre keine Invertase gebildet.

13. Eine regulatorische Bildung von Invertase findet aber auch in der ausgewachsenen Wurzel im Gefolge traumatischer Reizung statt.

14. Die zuerst von Stoklasa bei der intramolekularen Atmung von *Beta*-Wurzeln beobachtete Invertase, welche den Rohrzucker in vergärbaren Zucker umwandelt, entsteht auch wahrscheinlich nur auf traumatische Reizwirkung hin.

15. Die Invertase ist nicht in besonderen Zellen, getrennt vom Rohrzucker, lokalisiert.

16. In Anbetracht hauptsächlich der Zellreaktion, welche mit Hilfe von Toluylenrotbase untersucht wurde, ist nicht anzunehmen, daß das Enzym in den Zellsaft sezerniert wird, sondern der Rohrzucker wird wahrscheinlich erst nach Eintritt in das Plasma invertiert. Eine Sekretion des Enzyms in umgebendes Wasser wurde ebenfalls nicht beobachtet.

Berlin-Dahlem, 7. Juli 1911.

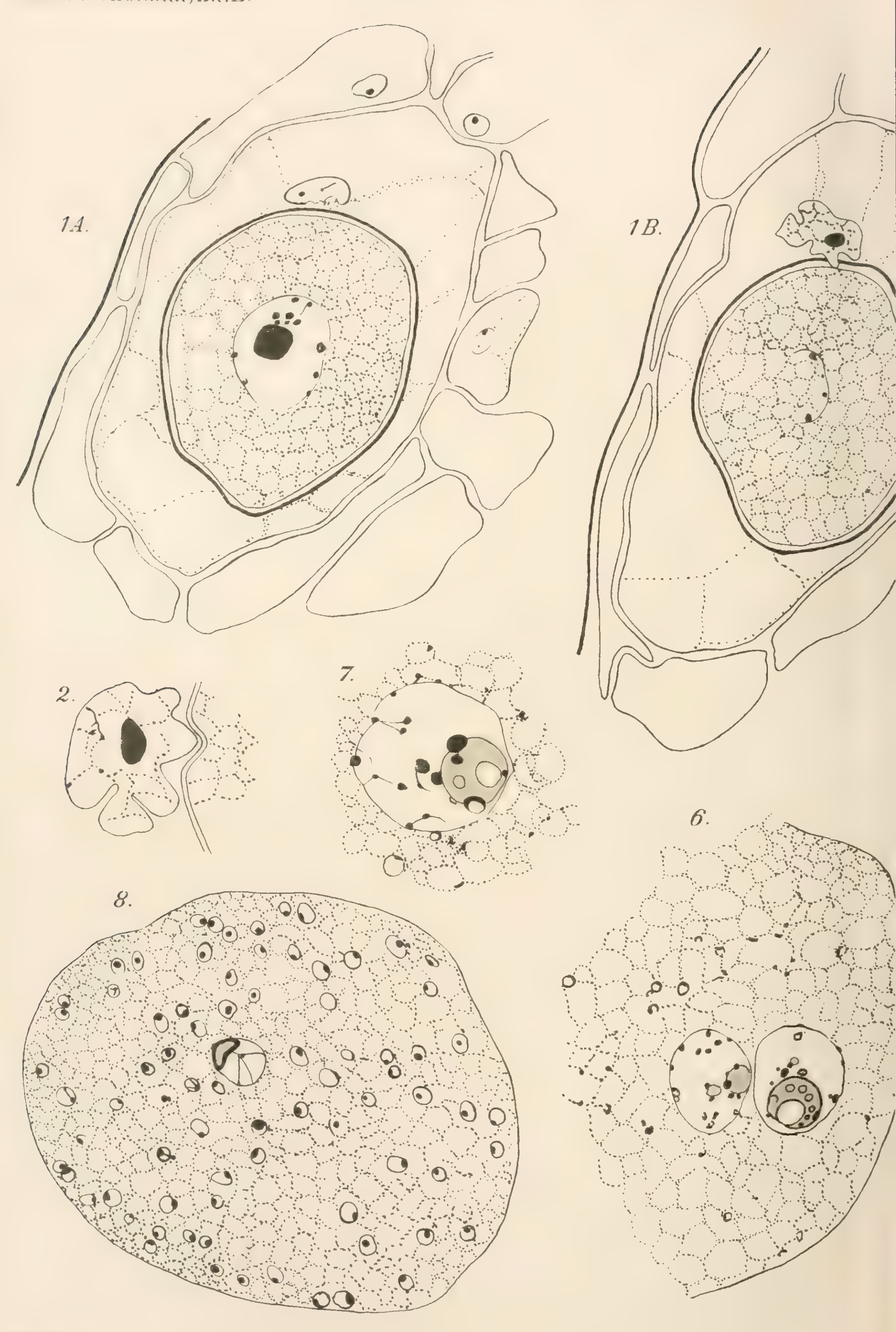


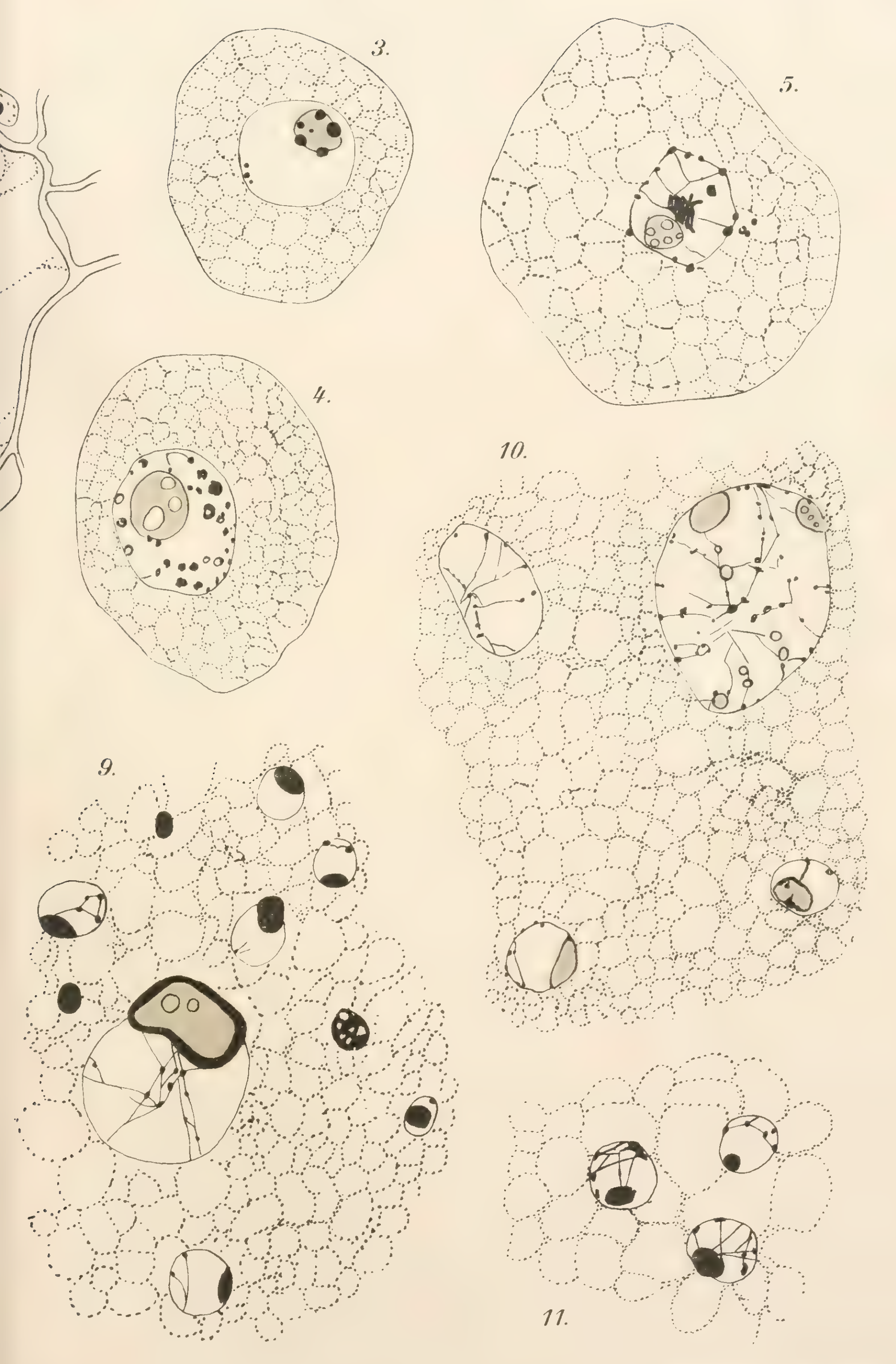
Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band L.






1A.
1B.
2.
7.
6.
8.


3.
5.
4.
10.
9.
11.





12.

13.

40.

41.

21.

23.

26.

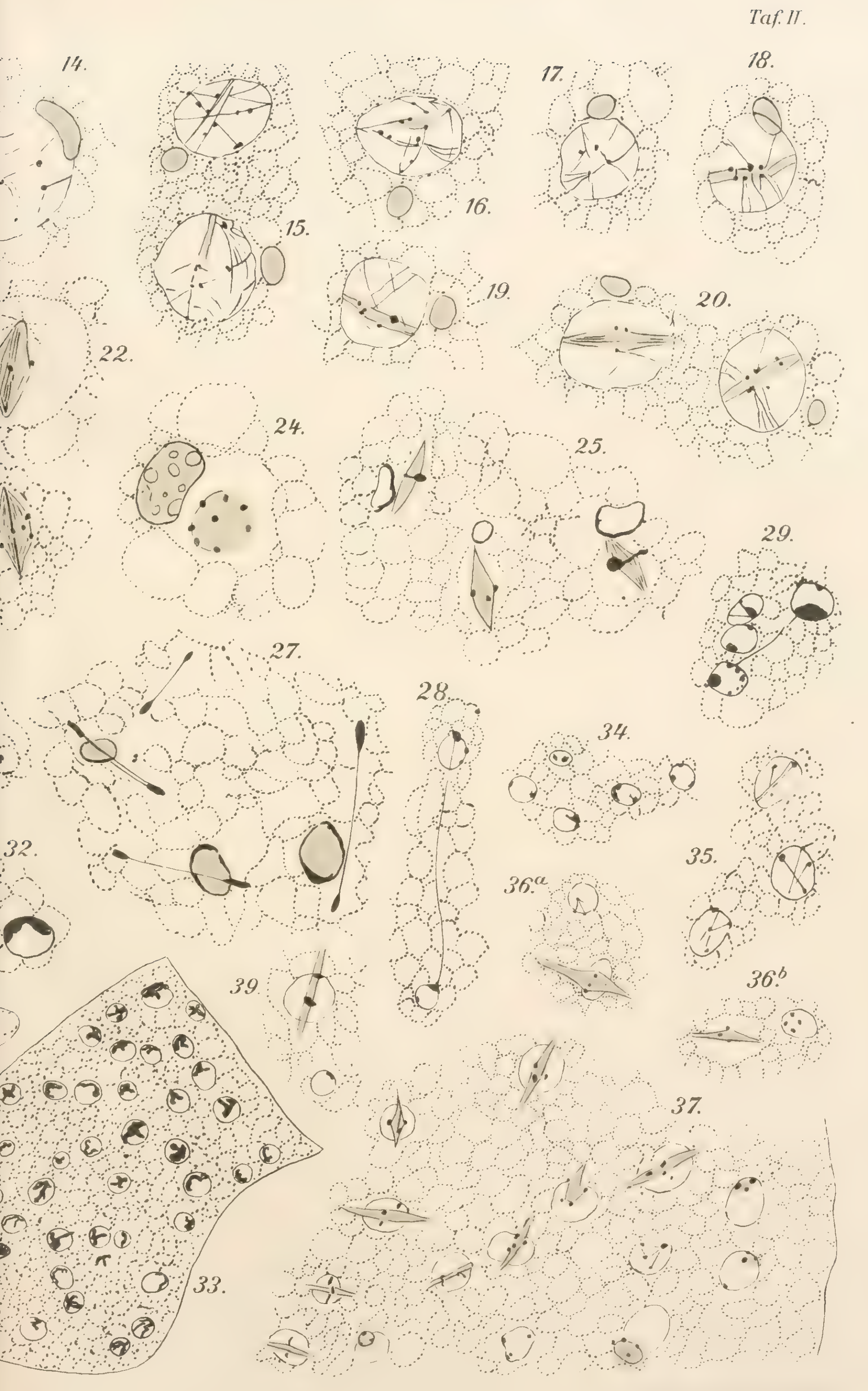
42.

43.

38.

30.

31.

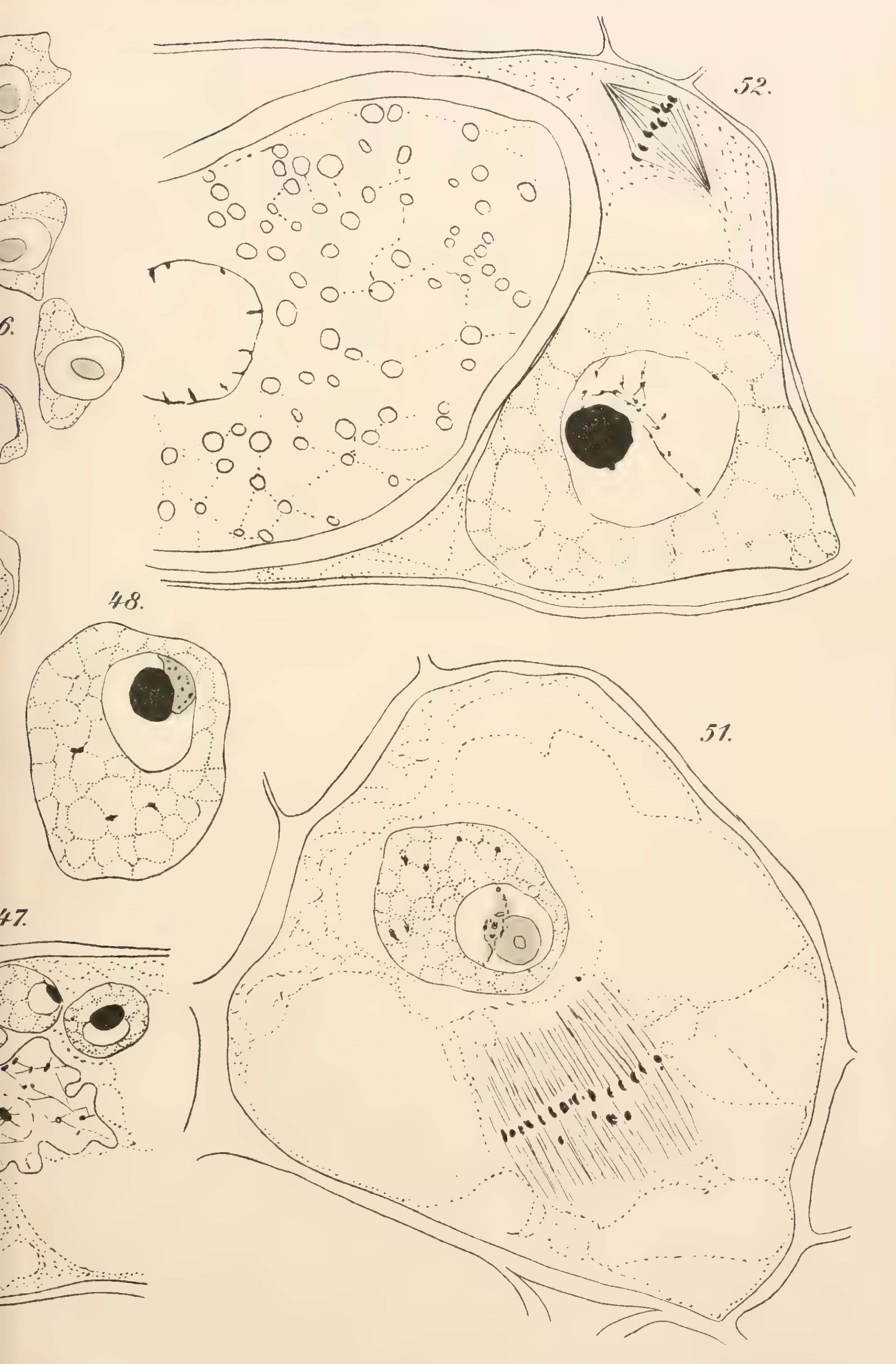


Lith Anst v E. A. Funke Leipzig





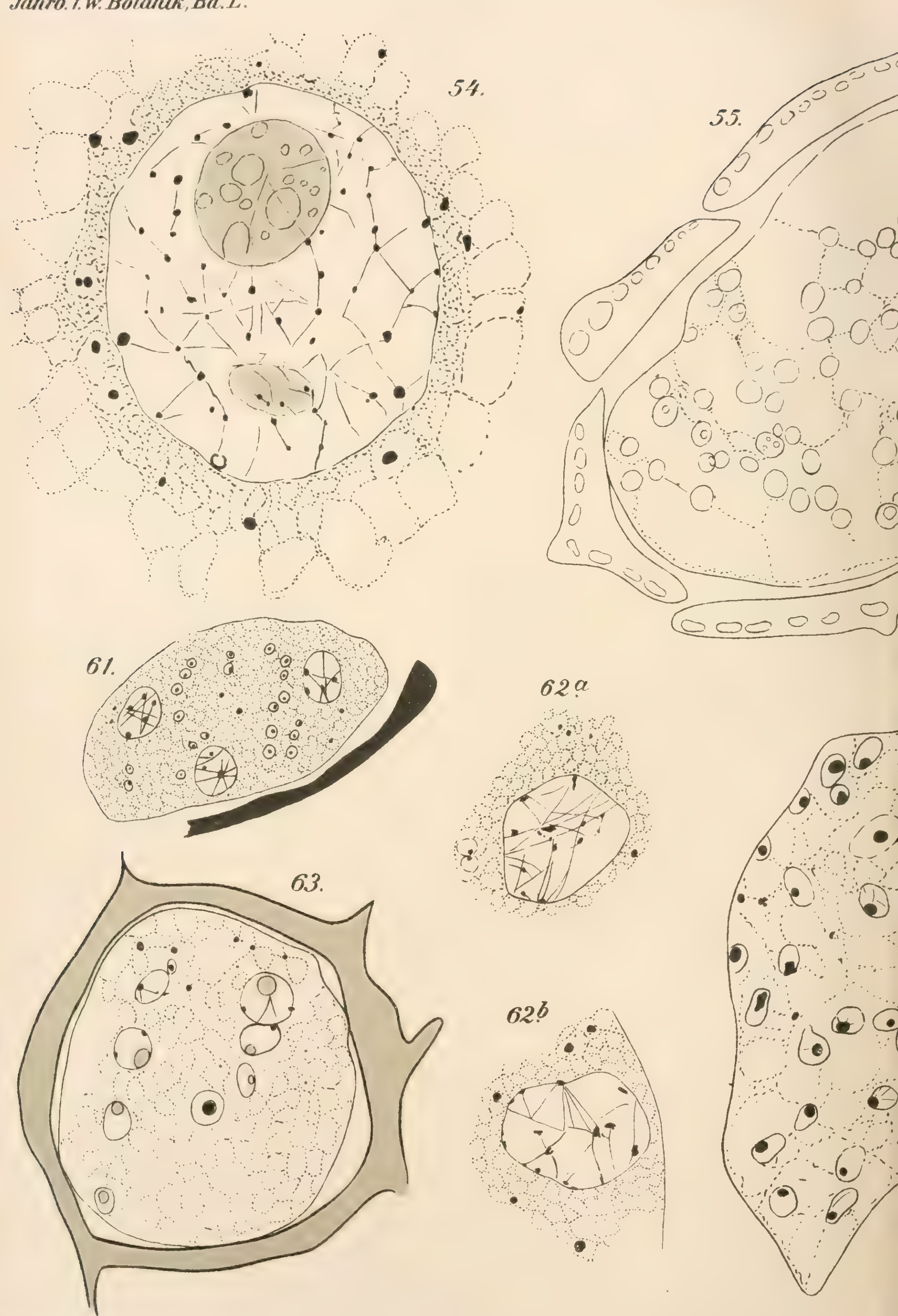

44.
45.
53.
50.
49.



Lith Anst v E A Funke, Leipzig






54.
55.
61.
62 a.
62 b.
63.



Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig






68.
67.
66.
69.
89.
71.
80.
90.
72.
82.
74.
73.
77.
79.
76.
78.
75.


70.
83.
81.
87.
88.
84.
86.



Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 4 Mk. 50 Pfg.,
für den Einzelverkauf 6 Mk. — Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfzigster Band. Drittes Heft.
Mit 4 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1911

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12 a

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Dezember 1911.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen.

Von

Ernst Küster.

Seitdem Pfeffer in seiner grundlegenden Arbeit über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen[1]) gezeigt hat, wie viele Fragen der Zellenphysiologie durch das Studium des Verhaltens pflanzlicher Zellen gegenüber den Lösungen von Anilinfarben gefördert werden können, haben eine stattliche Reihe von Autoren die Durchlässigkeit des pflanzlichen Protoplasmas für die genannten Farbstoffe eingehend untersucht. Die Methodik scheint dabei im wesentlichen immer die gleiche gewesen zu sein: die Zellen, deren Plasma auf seine Durchlässigkeit geprüft werden sollte, wurden in mehr oder minder verdünnte Lösungen der Farbstoffe eingelegt und nach kürzerer oder längerer Zeit wieder aus ihnen herausgefischt. Pfeffer hat „der leichten permeablen Zellwandungen halber" Algen bevorzugt, sowie die submersen Wurzeln verschiedener auf Wasser schwimmender Pflanzen, „die auch den Vorteil bieten, an das Wasserleben akkommodiert zu sein". Ferner untersuchte Pfeffer aber auch unter- und oberirdische Teile vieler Landpflanzen, indem er Stücke von Wurzeln, Stengeln, Blattstielen usw. in die Lösungen eintrug. Die späteren Autoren haben sich derselben Methode bedient wie Pfeffer und haben sich dabei oft auf die Prüfung einiger Algen und Wasserpflanzen beschränkt.

Pfeffer weist darauf hin, daß die mit Hilfe aufnehmbarer Anilinfarben gewonnenen Resultate ein Mittel an die Hand geben,

1) Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Ein Beitrag zur Mechanik des Stoffaustausches. Unters. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, Heft 2, 1886, S. 179 ff.

manche Vorgänge der Stoffwanderung aufzuklären. Ob freilich die Permeabilitätsverhältnisse des pflanzlichen Protoplasmas in den Zellen intakter Organe dieselben sind wie in den durch Rasiermesserschnitte aus ihrem natürlichen Zusammenhang herausgerissenen Zellen, ob sie ferner in Zellen, welche von der natürlichen Oberfläche weit entfernt liegen, sich ebenso gestalten wie in den oberflächlichen Elementen einer Wurzelepidermis oder in den Zellen einer Fadenalge, kann fraglich erscheinen. Der Nachweis solcher Unterschiede würde unzweifelhaft für die Lösung mancher Stoffwanderungsfragen nicht unwichtig sein. — Erwägungen dieser Art veranlaßten mich, mit Hilfe der von Pfeffer inaugurierten Anilinfarben-Methode die Permeabilität des Pflanzenzelleibes einer erneuten Prüfung zu unterziehen.

Um zu ermitteln, wie sich die Zellen intakter Pflanzenorgane verschiedenen wasserlöslichen Anilinfarben gegenüber verhalten, habe ich es vermieden, Stücke von Organen in die Lösungen einzutauchen; vielmehr bestand meine Methode darin, daß ich stets Sproßstücke von ansehnlicher Größe oder zum mindesten gestielte Blätter in die Farblösungen tauchen und von ihren Schnittflächen her die Farbstoffsolution in ihnen aufsteigen ließ. Versuche dieser Art sind bei Untersuchungen über die Bewegung des Wassers im Pflanzenkörper schon außerordentlich oft angestellt worden; welche Aufschlüsse sich mit eben derselben Methode für die Permeabilitäsfrage gewinnen ließen, soll auf den nachfolgenden Seiten mitgeteilt werden.

Es wird dabei genügen, das Verhalten derjenigen Farbstoffe zu schildern, welche von anderen Autoren[1]) als nicht aufnehmbar oder doch als schwer aufnehmbar bezeichnet worden sind.

Ich will zunächst einen Auszug aus meinem Versuchsprotokoll geben und dann die Ergebnisse meiner eigenen Experimente mit den an Algenzellen, Wurzelhaaren oder Gewebeschnitten gewonnenen Ergebnissen anderer Autoren vergleichen. Schon jetzt darf die Mitteilung vorweg genommen werden, daß ich bei der Prüfung der pflanzlichen Zellen auf Permeabilität bzw. Impermeabilität bestimmten Farbstoffen gegenüber keineswegs immer zu denselben Ergebnissen

1) Vgl. namentlich E. Overton, Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIV, S. 669); W. Ruhland, Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXXVI, S. 1); R. Höber u. S. Chassin, Die Farbstoffe als Kolloide und ihr Verhalten in den Nieren vom Frosch (Zeitschr. f. Chemie und Industrie der Kolloide, 1908, Bd. III, H. 2); R. Höber, Die Durchlässigkeit der Zellen für Farbstoffe (Biochem. Zeitschr., 1909, Bd. XX, S. 56).

gekommen bin wie die früheren Untersucher, auf deren Arbeiten nachher näher einzugehen sein wird. —

Lebende Pflanzen, welche in geeigneten Anilinfarblösungen stehen, zeigen auch dem unbewaffneten Auge schon nach kurzer Zeit den Erfolg der Farbenbehandlung. Blätter und Blüten beginnen sich mit dem aufgenommenen Farbstoff mehr oder minder kräftig zu färben. Verwendet man Pflanzen mit rein weißen Blüten, so ist der Erfolg selbstverständlich am leichtesten wahrzunehmen.

Untersucht man künstlich gefärbte Blätter oder Blüten mit dem Mikroskop, so stellt sich heraus, daß die Färbung entweder auf einer Tinktion der Membranen beruht oder auf vitaler Farbstoffaufnahme im Zellinnern. Uns interessiert hier nur der zweite Fall. Um bei der Untersuchung dünner Schnitte sicher ermitteln zu können, ob vitale Färbung im Zellinnern vorliegt oder nicht, bedarf es oft des Zusatzes einer plasmolysierenden Elektrolytlösung. Das Plasma der lebendigen Zellen kontrahiert sich nach einem solchen und läßt dann keinen Zweifel mehr, ob die Färbung in dem Zellenleib selber saß oder nicht; auch wird durch die Behandlung mit Elektrolyten ein großer Teil der Farbe, welche etwa die Membranen der Zellen aufgenommen haben, von diesen wieder abgegeben.

Sämtliche Versuche, über die im folgenden berichtet werden soll, wurden in der Weise angestellt, daß mikroskopische Schnitte angefertigt und die Zellen, welche gefärbt erschienen oder auf ihren Farbgehalt geprüft werden sollten, mit einem Plasmolytikum behandelt wurden (0,5—0,8 n KNO_3 oder n $Ca(NO_3)_2$). Von dem Verhalten der Membranen gegenüber den Farbstofflösungen wird nur gelegentlich berichtet werden.

Wenn in den nachfolgenden Protokollauszügen davon die Rede sein wird, daß z. B. nach 24 Stunden die eine oder die andere Färbungserscheinung beobachtet wurde, so soll damit nicht gesagt sein, daß jene Färbungserscheinung erst nach Ablauf von 24 Stunden auftrat. —

Den Farbenfabriken vorm. Bayer & Co. in Elberfeld, der Aktiengesellschaft für Anilinfabrikation in Berlin und der Badischen Anilin- und Sodafabrik in Ludwigshafen sage ich für die Bereitwilligkeit, mit welcher sie mir Proben zahlreicher Farbstoffe überlassen haben, besten Dank. Eine Reihe von Farbstoffen, die ich verwendet habe, stammen aus der Sammlung des Herrn Prof. Höber, dem ich nicht nur für die Überlassung von Farbstoffproben, sondern auch für manchen guten Rat zu danken habe.

Verzeichnis der untersuchten Farbstoffe und der Bezugsquellen.

Aurantia (Grübler).
Azoblau (Bayer).
Bayrisch Blau (Kahlbaum).
Benzoreinblau (Bayer).
Biebricher Scharlach (Grübler).
Bordeaux R (Grübler).
Chromgrün (Bayer).
Coccinin (Grübler).
Diamingrün B (Cassella).
Diaminreinblau (Cassella).
Echtrot A (Bayer).
Echtrot B (Bad. Anilinf.).
Echtsäurephloxin (Höchst).
Eosin bläulich (Grübler).
Erythrosin (Grübler).
Fuchsin S, Säurefuchsin (Grübler, Kahlbaum).
Galleïn (Bayer).
Guineagrün B (Kahlbaum).
Indigcarmin (Grübler).
Indulin, wasserlösl. (Grübler).
Kongobraun (Bezugsquelle?).
Kongorot (Grübler).
Lichtgrün F S (Grübler).
Methylorange (Grübler).
Nachtblau (Bad. Anilinf.).
Naphthalingrün V (Höchst).
Nigrosin, wasserlösl. (Grübler).
Orange G (Grübler).
Oxaminmarron (Bad. Anilinf.)
Patentblau A (Höchst).
Patentblau V (Höchst).
Ponceau 2 R (Höchst).
Ponceau P R (Grübler).
Setopalin (Geigy).
Trypanrot (Grübler).
Tuchrot 3 G A (Akt.ges. f. A.).
Wollviolett S (Bad. Anilinf.).

Fuchsin S (Säurefuchsin).

Iris pseud-acorus. Junge Blätter: nach 24 Std. starke Rötung zumal im oberen Teil der Blätter. Die den Nerven anliegenden Mesophyllzellen haben reichliche Farbstoffmengen in sich aufgenommen.

I. sibirica. Unreife Früchte: die Parenchymzellen des Perikarps nehmen nach 24 Std. vital außerordentlich kräftige Rotfärbung an.

Tulipa Gesneriana. Unreife Früchte: nach 24 Std. sind die Grundgewebszellen im weiten Umkreis um die Leitbündel kräftig vital gefärbt. Die Ovula bleiben ungefärbt.

Zea mays. Keimpflanzen: nach 10—24 Std. sind die Blätter dunkelrot. Die langgestreckten Parenchymzellen neben den Leitbündeln und die Mesophyllzellen sind vital kräftig rot gefärbt.

Daucus carota. Starke Rüben: diese wurden unten angeschnitten und in die Farbstofflösung getaucht. Nach 3—24 Std. sind die Membranen der Gefäße stark gefärbt und in ihrem Lumen reichliche, farbige Niederschläge zu finden. Vitalfärbung der anliegenden Parenchymzellen konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden[1]).

1) In der Nähe der Gefäßgruppen, ferner in der Rinde macht sich eine auffallende Membranfärbung bemerkbar: Die Zwickel der schwach collenchymatisch verdickten Membranen, an andern Stellen die Mittellamellen sind streckenweise dunkelrot gefärbt; in der Rinde sieht man knoten- oder linsenförmige Einsprengsel in den Mittellamellen, welche dieselbe dunkelrote Färbung angenommen haben. Vielleicht ist diese Tinktion, die namentlich nach Behandlung der Schnitte mit KNO_3-Lösung sehr auffällig wird, geeignet, das Studium der Mittellamelle zu fördern; über die Membranbeschaffenheit bei *Daucus carota* vergl. Chalon, Notes de botanique expérimentale. 2. édit. 1901 p. 80.

Lathyrus aphaca. Beblätterte Sproßstücke: nach 24 Std. sind die Nebenblätter auffallend dunkel gefärbt. Die Färbung trifft in erster Linie die Membranen, doch wurde auch vitale Farbstoffaufnahme mit Sicherheit nachgewiesen.

Begonia metallica. Beblätterte Sproßstücke: nach 24 Std. sind die Spreiten tief rot. Hauptsächlich sind die Membranen gefärbt; daneben wurde kräftige Vitalfärbung z. B. in den Zellen der unterseitigen Epidermis gefunden.

Tropaeolum majus. Langgestielte Blätter: nach 20 Std. sind die Stiele dunkelrot; sämtliche lebende Zellen ihres Parenchyms sind vital außerordentlich kräftig gefärbt.

Sedum telephium. Sprosse: nach 20 Std. zeigen die Blätter in durchfallendem Lichte verwaschene rote Aderung; sehr starke Färbung zeigen die jugendlichen Blätter namentlich in der Nähe der stumpfen Blattzähne. Die Parenchymzellen in der Nähe der Leitbündel sind mehr oder minder stark vital gefärbt. — Auch in den Tracheïden fand ich zuweilen rotgefärbten plasmolysierbaren Inhalt.

Digitalis purpurea. Weißblühende Sprosse: nach 24 Std. rote Flecke in den Kronen. Nach ca. 24 Std. zarte rote Längsstreifung. Mehrere Zellenreihen des Parenchyms neben den Leitbündeln haben sich vital stark gefärbt. Plasmolysierbarer rot gefärbter Inhalt zuweilen auch in den Tracheïden der Leitbündel nachweisbar.

Philadelphus coronarius. Blätter- und blütentragende Sproßstücke: nach 2 Std. deutliche Rötung der Blumenkronen; nach 20 Std. erheblich stärkere Färbung. Die neben den Leitbündeln liegenden Zellen sind vital sehr kräftig gefärbt. Die von jenen entfernter liegenden Sternparenchymzellen schwach gefärbt; nach Plasmolyse ist auch bei ihnen die Färbung deutlich zu erkennen. Starke Speicherung des Farbstoffes in den Zellen der Narbe, ferner im Grundgewebe der Kelchblätter; schwächer ist die Färbung in den Laubblättern.

Nymphaea alba. Blüten: nach 16 Std. auf den Blumenkronen und namentlich den Kelchblättern unregelmäßige rote Fleckung und Streifung; deutliche Vitalfärbung der Parenchymzellen neben den Leitbündeln. In den Gefäßen rot gefärbte Massen.

Ähnliche vitale Rotfärbung habe ich mit demselben Farbstoff bei den Laubblättern und Blüten zahlreicher anderer Pflanzen feststellen können.

Coccinin.

Allium cepa. Zwiebeln: Die Objekte wurden unten angeschnitten und in Farbstofflösung gestellt. Nach 24 Std. an den äußersten Zwiebelschuppen rote Streifung und Aderung bemerkbar. Nach 2 × 24 Std. Untersuchung des Inneren, das in fast allen seinen Teilen mehr oder minder stark gerötet ist; kräftig rot gefärbte Stellen wechseln mit farblos gebliebenen. An den gefärbten Stellen haben die neben den Leitbündeln liegenden Grundgewebszellen reichliche Farbstoffmengen in sich aufgenommen; selbst die unmittelbar unter der Epidermis liegenden Schichten zeigen noch vitale Färbung; in den Zellen der Epidermis selbst ist Färbuug nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Iris xiphioides. Blühende Sprosse: schon nach 7 Std. am Rand der äußeren und inneren Perigonblätter zarte rote Flecke. Nach 24 Std. kräftige Vitalfärbung in den Grundgewebszellen in der Nähe der Leitbündel und namentlich in den Narben.

Funkia ovata. Infloreszenzen: nach 24 Std. längs den Nerven deutliche Rotfärbung im Perigon; die Grundgewebszellen in der Nähe der Leitbündel zeigen kräftige vitale Rotfärbung.

Solanum tuberosum. Unreife Knollen: diese wurden angeschnitten und mit der Wundfläche in die Farbstofflösung getaucht. Nach 2 × 24 Std. zeigten die in der Nähe der Leitbündel liegenden Grundgewebszellen deutliche vitale Rotfärbung.

Adonis aestivalis. Beblätterte Sproßstücke: schon nach 4—5 Std. sind die Spitzen der Blätter deutlich rot gefärbt. Sowohl die Epidermis- als auch die Mesophyllzellen haben reichliche Mengen von dem Farbstoff in sich aufgenommen.

Sedum telephium. Beblätterte Sprosse: Nach 20 Std. zeigen die Blätter kaum wahrnehmbare Rotaderung in der Nähe der Blattspitzen. Entfernt man an den Blättern streifenweise die unterseitige Epidermis, so tritt an den verwundeten Stellen im Mesophyll erheblich stärkere Rotaderung auf; die den Leitbündeln anliegenden Grundgewebszellen zeigen kräftige Vitalfärbung.

Philadelphus coronarius. Blühende Sproßstücke: schon nach 2 Std. tritt an den Blumenkronen Rotfärbung auf. Nach 20 Std. findet man neben den Leitbündeln starke Vitalfärbung der Grundgewebszellen. Auch in den sternparenchymatischen Anteilen des Grundgewebes, die nicht unmittelbar an den Leitbündeln liegen, ist vitale Färbung deutlich erkennbar.

Oxalis acetosella. Blätter: nach 48 Std. ist namentlich an den Einkerbungen der herzförmigen Foliola deutliche Vitalfärbung nachweisbar.

Trifolium hybridum. Beblätterte Sproßstücke: nach 4 Std. sind die Blätter rot genervt und rot gerändert; in den Grundgewebe- und Epidermiszellen starke vitale Farbspeicherung.

Lathyrus aphaca. Blüten: die Kronenblätter erscheinen nach 24 Std. deutlich rot geadert; die Zellen neben den Leitbündeln sind vital gefärbt.

Ponceau P. R.

Ruta graveolens. Blühende Sprosse: in den Fruchtknoten und den Stengeln nach 2 × 24 Std. mäßig starke Vitalfärbung der Parenchymzellen und der lebenden Anteile der Leitbündel erkennbar.

Iberis umbellata. Sproßstücke: in den Grundgewebezellen der Laubblätter nach 2 × 24 Std. kräftige Vitalfärbung erkennbar. Desgl. im Perikarp der unreifen Früchte.

Vicia faba. Junge Sprosse: nach 24 Std. ist in den Parenchymzellen neben den Leitbündeln schwache Vitalfärbung erkennbar.

Allium cepa. Zwiebeln: nach 24 Std. stellenweise schwache Rotaderung der äußersten Zwiebelschuppe. An diesen Stellen deutliche Vitalfärbung der neben den Leitbündeln liegenden Parenchymzellen.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. deutliche Vitalfärbung in den Parenchymzellen neben den Leitbündeln. Starke Färbung der Membranen.

Ponceau 2 R.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. deutliche Vitalfärbung in den Parenchymzellen in der Nähe der Leitbündel. Außerdem starke Färbung der Membranen, die stellenweise den Nachweis der Vitalfärbung erschweren kann.

Bordeaux R.

Allium cepa. Zwiebeln: nach 24 Std. sind die Zwiebelschuppen zart rot geadert. Deutliche Vitalfärbung der neben den Leitbündeln liegenden Parenchymzellen.

Vicia faba. Sprosse: nach 24 Std. schwache, aber deutliche Vitalfärbung der Parenchymzellen neben den Leitbündeln des Stengels.

Echtrot B.

Iberis umbellata. Blühende Sprosse: nach 20 Std. auf den Blumenkronblättern feine rote Punktierung und Streifung; schwache, aber nach Plasmolyse deutlich erkennbare Vitalfärbung der Epidermis- und der Grundgewebszellen in der Nähe der Leitbündel.

Oenothera speciosa. Blühende Sprosse: nach 14 Stunden starke rote Aderung der Blumenkrone; kräftige Vitalfärbung der Epidermis- und Grundgewebszellen.

Silybum marianum. Blätter: nach 3 × 24 Std. feine rote Aderung; deutliche Vitalfärbung in den Grundgewebszellen in der Nähe der Leitbündel.

Biebricher Scharlach.

Allium cepa. Zwiebeln: Nach 5 Std. feine rote Aderung. In der Nähe der Leitbündel sind die Parenchymzellen deutlich vital gefärbt.

Tropaeolum majus. Langgestielte Blätter: in den Stielen nach 24 Std. starke Membranfärbung und in den Zellen des Phloëms stellenweise mehr oder minder schwache Vitalfärbung.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 20 Std. deutliche Rotfärbung am Rand der Korollen; Vitalfärbung nirgends mit Sicherheit nachweisbar.

Vicia faba. Sprosse junger Pflanzen. Die Gefäßmembranen überall stark gefärbt. Vitalfärbungen nirgends erkennbar.

Orange G.

Epipactis palustris. Blütenstände: nach 4 Stunden sind die Perigonblätter völlig rostfarben; Epidermis- und Grundgewebszellen zeigen sehr kräftige Vitalfärbung.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 4 Std. sind die Blumenkronen hell ockerfarben; die Epidermis- und Grundgewebszellen sind auch in beträchtlichem Abstand von den Leitbündeln sehr kräftig gefärbt.

Philadelphus coronarius. Blüten: nach 4 Std. ist die Krone deutlich gelb gefärbt; die Grundgewebszellen neben den Leitbündeln zeigen starke vitale Gelbfärbung.

Iberis umbellata. Blütenstände: nach 18 Std. starke Gelbfärbung der Kronen; namentlich die voll entfalteten oder schon dem Verblühen sich nähernden Kronen sind dunkel apfelsinenfarben. In Epidermis und Grundgewebe sehr kräftige Vitalfärbung.

Oenothera speciosa. Blüten: nach 24 Std. namentlich im Grundgewebe außerordentlich starke Vitalfärbung.

Methylorange.

Epipactis palustris. Blütenstände: nach 6 Std. in den Perigonblättern Vitalfärbung sehr kräftig.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 6 Std. ähnlicher Befund.

Oenothera speciosa. Blüten: nach 14 Std. mäßig starke Speicherung in den Zellen der Epidermis und des Grundgewebes längs den Leitbündeln.

Guineagrün.

Epipactis palustris. Blühende Sprosse: nach 5 Std. sind die Perigonblätter, namentlich das Labellum, deutlich grün geadert. In den Leitbündeln und ihrer Nachbarschaft sind die Zellmembranen stark gefärbt. Vitalfärbung des Zellinhalts konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Solanum tuberosum. Unreife Knollen (Behandlung wie oben S. 266): nach 2 × 24 Std. Färbung der Gefäßmembranen und der ganz schwach collenchymatisch verdickten Membranzwickel in der Nähe der Leitbündel. Vitalfärbung konnte nieht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Oenothera speciosa. Blühende Sproß-tücke: nach 13 Std. sind die Kronblätter prächtig grün geadert. Die Membranfärbung ist dadurch besonders auffallend, daß sich die Köpfchen an den Radialleisten der Epidermiszellen tiefgrün färben. Vitalfärbung nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Iberis umbellata. Blühende Sprosse: nach 24 Std. erscheinen die Blumenkronblätter zart grün gefleckt. In Epidermis und Grundgewebe sind in der Nachbarschaft der Leitbündel die Zellen deutlich vital gefärbt. Namentlich nach Plasmolyse ist die Vitalfärbung mit unverkennbarer Deutlichkeit festzustellen.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 5 Std. sind die Blumenblätter zart grün geadert. Schwache Vitalfärbung wenigstens in den Epidermiszellen mit Sicherheit nachgewiesen.

Lichtgrün F. S.

Ruta graveolens. Blühende Sprosse: nach 2 × 24 Std. namentlich in den Parenchymzellen neben den Leitbündeln im Fruchtknoten reichliche Vitalfärbung deutlich zu erkennen.

Lilium candidum. Blüten: nach 24 Std. namentlich unmittelbar unter den Narbenköpfen starke Grünfärbung; hier auch die Vitalfärbung der den Leitbündeln anliegenden Zellen leicht nachweisbar.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 24 Std. sind die Kronen tief grün gerändert. Vitalfärbung der Epidermis- und der Grundgewebszellen.

Naphthalingrün.

Tilia ulmifolia. Beblätterte Zweigstücke: nach 2 × 24 Std. sind die Blattspreiten deutlich blaugrün geadert, ebenso die Hochblätter der Infloreszenzen. Die Stiele der jungen Früchte vielfach tief grün gefärbt. Bei mikroskopischer Untersuchung der Blattspreiten ergibt sich kräftige Farbstoffspeicherung in Epidermis- und Grundgewebszellen. Hier und da scheint der aufgenommene Farbstoff innerhalb der Zellen in sehr feinen Niederschlägen ausgefallen zu sein.

Iberis umbellata. Blütenstände: nach 2 × 24 Stunden sind die Blumenkronblätter namentlich an ihren Spitzen dunkelgrün gefärbt. Vitale Farbstoffaufnahme sehr leicht erkennbar.

Iris sibirica. Unreife Früchte: das Perikarp nach 2 × 24 Std. grün gefleckt oder grün geadert. Deutliche dunkelgrüne Vitalfärbung der Parenchymzellen.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 20 Std. prächtig grüne Aderung der Korollen; starke Vitalfärbung der neben den Leitbündeln liegenden Parenchymzellen.

Tropaeolum majus. Sprosse: nach 24 Std. ist namentlich an den Blattstielen und Internodien die Blaufärbung sehr auffällig; im Grundgewebe ist die Vitalfärbung sehr leicht zu erkennen.

Wollviolett S.

Iberis umbellata. Blühende Sprosse: nach 3 × 24 Std. keinerlei Färbung wahrnehmbar.

Trifolium repens. Blätter und Blütenstände: ebenso.

Viola tricolor. Weiße Blüten: ebenso.

Ruta graveolens. Blühende Sproßstücke: nach 4 × 24 Std. schwarzviolette Tropfen in nachweislich lebenden Parenchymzellen in der Mitte des Fruchtknotens.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. Färbung der Gefäßmembranen in den Blattstielen. Vitalfärbung nirgends nachweisbar.

Silybum Marianum. Blätter: nach 3 × 24 Std. scheinen neben den Leitbündeln die Parenchymzellen vital schwache Blaufärbung angenommen zu haben.

Coleus hybridus. Sprosse: nach 24 Std. kräftige Membranfärbung in den Leitbündeln. Vitalfärbung nirgends nachweisbar.

Setopalin.

Tilia ulmifolia. Zweigstücke: nach 2 × 24 Std. sind die Blätter und die Hochblätter der Infloreszenzen deutlich blaugrün gefärbt. Namentlich fällt die tiefe Färbung an den „Gelenken" der Blätter — am Grund des Blattstieles und am Grund der Spreite — auf. In diesen ist die kräftige vitale Färbung besonders leicht zu erkennen.

Ruta graveolens. Blühende Sprosse: besonders deutliche Vitalfärbung nach 2 × 24 Std. in den Parenchymzellen neben den Leitbündeln der Fruchtknoten; viele Schichten des Parenchyms sind kräftig blau gefärbt. In den Blumenkronblättern ebenfalls starke Vitalfärbung des Grundgewebes, daneben Färbung der Membranen.

Iberis umbellata. Junge Fruchtstände: in dem Parenchym der Achsen und des unreifen Perikarps sehr kräftige Vitalfärbung. Blaue Tröpfchen in den gefärbten Zellen der Stengel.

Allium cepa. Zwiebeln: Nach 4 Std. deutliche blaue Aderung in der äußersten Zwiebelschuppe. Die neben den Leitbündeln liegenden Parenchymzellen haben sich vital gefärbt.

Vicia faba. Junge Sprosse: die neben den Leitbündeln liegendeu Parenchymzellen nach 24 Std. prächtig vital gefärbt.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 24 Std. hellblaue Färbung der Kronen, der mittlere Teil ist am stärksten gefärbt. Die Ränder, welche bei Behandlung mit vielen anderen Farben besonders kräftig tingiert erscheinen, sind ganz zart gefärbt. Vitale Färbung deutlich erkennbar.

Lilium candidum. Blüten: zarte Blaustreifung am Grund der Kronblätter: vitale Färbung der neben den Leitbündeln liegenden Zellen.

Indigcarmin.

Digitalis purpurea. Infloreszenzen mit weißen Blüten: nach 24 Std. sind die Kronen zart blau geadert; die langgestreckten Zellen neben den Gefäßen enthalten kräftig blau gefärbten Zellsaft.

Hedera helix. Haftwurzeln: nach 24 Std. sind die jugendlichen Haftwurzeln hellblau gefärbt; die Parenchymzellen neben den Leitbündeln enthalten hellblauen Zellsaft, die Gefäße oft blaue Niederschläge.

Philadelphus coronarius. Blühende Sprosse: nach 2 Std. lassen die Kronen bereits leichte Blaufärbung erkennen, nach 20 Std. sehr viel kräftigere Färbung der Leitbündel; in den Gefäßen liegt blauer Niederschlag. Die Grundgewebszellen, welche den Leitbündeln anliegen, zeigen starke Membranfärbung; außerdem ist nach Plasmolyse Vitalfärbung des Zellinhaltes deutlich zu erkennen. Auch die Epidermiszellen nehmen den Farbstoff auf.

Pistia stratiotes. Die Pflanzen werden der Wurzeln beraubt und auf Farblösung gesetzt: nach 3 × 24 Std. zeigt sich im distalen Teil der Blätter deutliche blaue Aderung. Die Gefäße enthalten an jenen Stellen reichliche blaue Niederschläge. Deutliche

vitale Blaufärbung konnte besonders in den über den Leitbündeln oder diesen sehr nahe liegenden Zellen der oberseitigen Epidermis nachgewiesen werden.

Prunus cerasus. Unreife Früchte: im Perikarp war nach 2 × 24 Std. zarte blaue Aderung zu erkennen. In den Parenchymzellen neben den Leitbündeln schwache, aber deutlich erkennbare Farbstoffaufnahme.

Tropaeolum majus. Blätterreiche Sproßspitzen: nach 24 Std. erscheinen die ausgewachsenen und halberwachsenen Blattspreiten deutlich blau geadert; in der Nähe der Hydathoden ist die Blaufärbung ziemlich dunkel. Die jüngsten Blätter (8 mm Durchmesser oder noch kleiner) lassen keine Färbung erkennen. Die Gefäße sind mit blauem Niederschlag gefüllt; die in der Nähe der Leitbündel liegenden Grundgewebszellen und die oberseitigen Epidermiszellen lassen deutlich vitale Blaufärbung erkennen.

Epipactis palustris. Blühende Sprosse: nach 24 Std. sind namentlich die Blätter des inneren Perigonkreises kräftig blau. Die vitale Farbstoffaufnahme ist namentlich in den Grundgewebszellen, welche den Leitbündeln anliegen, deutlich wahrnehmbar; sehr viel schwächer und erst nach Plasmolyse erkennbar ist die Färbung der Epidermiszellen.

Allium cepa. Zwiebeln: nach 3 × 24 Std. ist an den äußeren und inneren Schuppenblättern hellblaue Aderung wahrzunehmen. Manche Parenchymzellen in der Nähe der Leitbündel haben hellblauen Zellsaft, andere enthalten feine Farbstoffniederschläge.

Solanum tuberosum. Unreife Knollen: diese wurden angeschnitten und mit der Wundstelle in die Farbstofflösung getaucht. Nach 2 Tagen zarte blaue Aderung; die Parenchymzellen neben den Leitbündeln enthalten kleine Häufchen feinen Niederschlags. Bei Durchsicht zahlreicher Präparate fanden sich hier und da einige Grundgewebszellen mit blau gefärbtem Zellsaft.

Rosa-Arten. Hellrot blühende Sproßstücke: nach 20 Std. kräftige blaue Aderung der Kronblätter; Grundgewebs- und Epidermiszellen in der Nähe der Leitbündel enthalten blauen Zellsaft oder blaue Niederschläge.

Aegopodium podagraria. Blätter: die Blaufärbung ist im allgemeinen auch nach mehrtägiger Behandlung schwer zu erkennen. Sehr deutlich wird sie nur an den durch Insektenfraß geschädigten Stellen der Blattspreiten. Nach 2 × 24 Std. erscheinen dort die Leitbündel dunkelblau. Grundgewebs- und Epidermiszellen sind unmittelbar an oder über den Leitbündeln stark blau gefärbt; auch in größerem Abstand von diesen ist wenigstens nach Plasmolyse die Vitalfärbung deutlich zu erkennen.

Patentblau V.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. in dem Parenchym der Blattstiele Vitalfärbung deutlich nachweisbar.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 24 Std. sind die Kronen stark blau gerändert. Schwache Vitalfärbung der Epidermis- und Grundgewebszellen in der Nähe der Leitbündel.

Iberis umbellata. Blühende Sprosse: nach 24 Std. in Blüten und Früchten keine Blaufärbung zu erkennen; in den Achsen zeigen die neben den Leitbündeln liegenden Parenchymzellen schwache Vitalfärbung.

Patentblau A.

Lilium candidum. Blüten: nach 24 Std. zarte Blaustreifung; Vitalfärbung der neben den Leitbündeln liegenden Zellen sehr deutlich erkennbar[1]).

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 24 Std. in den Blüten keinerlei Färbung erkennbar.

Ruta graveolens. Blühende Sprosse: die Gefäßmembranen in den Stengeln deutlich gefärbt; auch in Knollen und Fruchtknoten keinerlei Vitalfärbung mit Sicherheit erkannt.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. in den Blattstielen keine Vitalfärbung erkennbar. Färbung der Gefäßmembranen, Niederschläge im Gefäßlumen.

Oxaminmarron.

Allium cepa (Zwiebeln), *Iberis umbellata* (Blütenstaude), *Trifolium repens* (Blütenstände und Blätter), *Viola tricolor* (weiße Blüten) u. a. m.: auch nach mehrtägigem Aufenthalt in den Farbstofflösungen keine Vitalfärbung.

Tuchrot 3 G A.

Allium cepa. Zwiebeln: nach mehrtägigem Aufenthalt keine Vitalfärbung.

Philadelphus coronarius. Blühende Zweige: nach mehreren Tagen keine Vitalfärbung.

Mit demselben negativen Ergebnis wurden zahlreiche andere Objekte untersucht.

Trypanrot.

Iberis umbellata. Blühende und fruchtende Sprosse: nach 24 Std. im Perikarp deutliche Rotaderung. Gefäßmembranen stark gefärbt. Vitalfärbung nirgends mit Sicherheit erkennbar.

Ruta graveolens. Blühende Sprosse: die Kronblätter nach 24 Std. deutlich rot geadert. In ihnen wie im Innern der Fruchtknoten sind die Membranen der Gefäße sehr stark gefärbt. Vitalfärbung nirgends mit Sicherheit nachgewiesen.

Hydrangea paniculata. Blütenstände: nach 24 Std. in den Randblüten zarte rote Aderung; nur Gefäßfärbungen, nirgends Vitalfärbung.

Nigrosin.

Allium cepa (Zwiebeln), *Epipactis palustris* (Blütenstände), *Oenothera speciosa* (Blüten), *Iberis umbellata* (Blütenstände), *Omphalodes linifolia* (desgl.), *Tropaeolum majus* (Blätter) u. v. a.: niemals wurde Vitalfärbung konstatiert.

Azoblau.

Allium cepa. Zwiebeln: auch nach mehrtägigem Aufenthalt in der Farbstofflösung keine Vitalfärbung.

Sedum telephium. Sprosse: nach 4 × 24 Std. keinerlei Vitalfärbung.

Omphalodes linifolia, Iberis, Ruta graveolens u. a. wurden mit negativem Erfolg geprüft.

Benzoreinblau.

Hydrangea paniculata. Blütenstände: nach 24 Std in den Randblüten sehr zarte Blauaderung. Die Gefäßmembranen sind gefärbt; Vitalfärbung war nirgends nachweisbar.

---

1) Die gefärbten Blüten näherten sich schon ein wenig dem Verblühen!

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 24 Std. sind die Kronblätter kräftig blau gerändert. Nur die Gefäßmembranen sind gefärbt; Vitalfärbungen nirgends mit Sicherheit nachweisbar.

Tropaeolum majus. Sproßstücke: in der Nähe der Schnittfläche nach 24 Std. kräftige Färbung der Gefäßmembranen. Vitalfärbung nirgends zu erkennen.

Bayrisch Blau.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. im Parenchym der Blattstiele keine Vitalfärbung erkennbar.

Campanula alliariaefolia (Blüten), *Omphalodes linifolia* (Blütenstände), *Iberis umbellata* (desgl.) u. a.: stets negative Ergebnisse.

Diamingrün B.

Tropaeolum majus. Sproßstücke: nach 24 Std. Färbung der Gefäßmembranen in den Achsen. Nirgends Vitalfärbung erkennbar.

Auch die Untersuchung anderer Pflanzen ergab, was die Vitalfärbung betrifft, nur negative Resultate.

Diaminreinblau.

Ruta graveolens. Blühende Sprosse: in den Fruchtknoten und Blütenstielen nach 24 Std. starke Färbung der Gefäßmembranen. Nirgends Vitalfärbung.[1]

Auch bei anderen Objekten nirgends Vitalfärbung nachweisbar.

Kongobraun.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. sind in der Schnittfläche die Membranen der Gefäße gefärbt. Niederschläge in den Gefäßen. Keine Vitalfärbung.

Ruta graveolens. Blühende Sprosse: nach 24 Std. in den Fruchtknoten weder Membran- noch Vitalfärbung erkennbar.

Omphalodes linifolia (Blütenstände), *Iberis umbellata* (desgl.) u. a.: ebenfalls negative Resultate.

Kongorot.

Aegopodium podagraria (Blätter), *Allium cepa* (Zwiebeln), *Campanula* (weißblühende Arten, Blüten), *Digitalis* (desgl.), *Viola tricolor* (desgl.) und viele andere wurden untersucht. Niemals war Vitalfärbung zu erkennen.

Echtrot A.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. keinerlei Vitalfärbung.

Ebenso wenig an *Campanula alliariaefolia* (Blüten), *Omphalodes linifolia* (Blütenstände), *Iberis umbellata* (desgl.) u. a. Vitalfärbung erkennbar.

Nachtblau.

Allium cepa (Zwiebeln), *Viola tricolor* (weiße Blüten), *Trifolium repens* (Blätter und Blüten), *Iberis umbellata* (Blütenstände), *Sedum telephium* (Sprosse), *Philadelphus coronarius* (Blüten) u. a. wurden geprüft; niemals Vitalfärbung.

Indulin (wasserlösl.).

Allium cepa (Zwiebeln), *Iberis umbellata* (Blütenstände), *Tropaeolum majus* (Blätter) u. v. a. wurden geprüft; niemals Vitalfärbung.

Aurantia.

Allium cepa. Zwiebeln: nach 3×24 Std. keinerlei Vitalfärbung.

Tropaeolum majus. Blütenstiele: nach 24 Std. starke Gelbfärbung der Gefäßmembranen. Vitalfärbung nicht mit Sicherheit nachzuweisen; zuweilen scheint lebendes Plasma einen leicht gelblichen Ton anzunehmen.

Chromgrün.

Philadelphus coronarius. Blühende Zweigstücke: nach 2 × 24 Std. sind die Blüten noch völlig farblos (makroskopische und mikroskopische Untersuchung).

Sedum telephium. Sprosse: auch nach 3 × 24 Std. keinerlei Färbung zu erkennen, auch an denjenigen Stellen der Blätter nicht, an welchen die Epidermis abgezogen worden war (s. o. S. 266).

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach 24 Std. keinerlei Färbung nachweisbar.

Ruta graveolens. Beblätterte Sprosse: nach 24 Std. starke vitale Färbung der Grundgewebszellen in der Nähe der Leitbündel.

Vicia faba. Junge Sprosse: nach 20 Std. erscheinen die saftigen Internodien schon bei makroskopischer Betrachtung satt blaugrün. Bei keinem Objekte habe ich mich von dem Eindringen des Chromgrüns in ungeschädigte Zellen leichter überzeugen können als bei diesem. In der Nähe der Leitbündel sind zahlreiche Schichten des Grundgewebeparenchyms vital kräftig gefärbt; die Kerne und Chromatophoren der Zellen sind völlig normal.

Eosin.

Zur Verwendung kam stets nur 1 °/₀₀ Lösung. Um die photodynamische Wirkung belichteter Eosinlösungen auszuschließen, wurden die Versuche stets in den Dunkelschrank gestellt.

Allium cepa. Zwiebeln: Versuchsanstellung wie oben. Nach 24 Std. beginnt sich bereits rote Streifung äußerlich bemerkbar zu machen. Nach 3 × 24 Std. fand ich sämtliche Schuppenblätter kräftig rosa gefärbt. Die Grundgewebszellen neben den Leitbündeln sind kräftig rosa gefärbt und sind deutlich plasmolysierbar; die Kerne sind anscheinend tot, wenigstens fand ich sie in sehr zahlreichen Zellen kräftig rot gefärbt. Die Epidermen der Blattoberseiten sind namentlich bei den innersten Schuppenblättern stark gefärbt; die Kerne sind gefärbt, das Plasma aber noch deutlich kontrahierbar. Ob unter diesen Umständen das Eosin zu den intravital färbenden Stoffen gerechnet werden soll, darf m. E. deswegen nicht fraglich sein, weil ich bei den oberseitigen Epidermen mancher Zwiebelschuppen schwache, aber nach Plasmolyse unzweifelhaft deutliche Vakuolenfärbung nachweisen konnte, die nicht mit Färbung der Zellenkerne kombiniert war; die Plasmolyse dieser Zellen verlief ebenso wie bei den mit gefärbten Kernen ausgestatteten Zellen völlig normal. Weiterhin möchte ich erwähnen, daß auch diejenigen Zellen, deren Kerne sich kräftig gefärbt hatten, nach 7 × 24 Std. ebenfalls noch kontrahierbares, also lebendes Plasma besaßen. — Verschiedene Zwiebeln gleicher Varietät verhielten sich übrigens recht verschieden.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: nach $1^1/_2$ Std. zeigen die Blumenkronen kräftige rote Aderung. In den Epidermis- und Grundgewebezellen ist nach Plasmolyse deutliche Vitalfärbung erkennbar.

Solanum tuberosum. Unreife Knollen: Versuchsanstellung wie oben. Membranfärbung. Vitale Färbung des Zelleninhalts nirgends mit Sicherheit beobachtet. — Negative Befunde auch bei zahlreichen anderen Objekten.

Erythrosin.

Alle Versuche wurden im Dunkelschrank angestellt.

Ruta graveolens. Beblätterte Sproßstücke: nach 24 Std. nehmen die Blätter einen leichten rötlichen Ton an; die Grundgewebszellen neben den Leitbündeln sind vital gefärbt.

Allium cepa. Zwiebeln: Behandlung und Erfolg ähnlich wie bei den Eosinversuchen; nach 4 Tagen vitale Färbung der Parenchymzellen neben den Leitbündeln.

Tropaeolum majus. Blätter: in dem Parenchym der Blattstiele nach 10 Std. deutliche Vitalfärbung nachweisbar.

Echtsäurephloxin.

Alle Versuche wurden im Dunkelschrank angestellt.

Allium cepa. Zwiebeln: nach 24 Std. hier und da an den Zwiebelschuppen schwachrote Aderung. Vitale Färbung der neben den Leitbündeln liegenden Parenchymzellen deutlich erkennbar.

Omphalodes linifolia. Blühende Sprosse: schwache Rötung am Rand der Blumenkronen; schwache Vitalfärbung der Zellen neben den Leitbündeln.

Tropaeolum majus. Blätter: nach 24 Std. haben die Blattstiele einen leicht rötlichen Ton; nach Plasmolyse ist in den Grundgewebszellen Vitalfärbung überall leicht zu erkennen.

Gallëin[1]).

Epipactis palustris (blühende Sprosse), *Philadelphus coronarius* (Blüten), *Iberis umbellata* (Blütenstände), *Omphalodes linifolia* (desgl.) u. a.: niemals war Vitalfärbung zu konstatieren.

Diskussion der Ergebnisse.

Die auf den vorangehenden Seiten mitgeteilten Ergebnisse weichen in mehr als einer Hinsicht von denjenigen ab, welche frühere Autoren bei ihren mit Pflanzenzellen angestellten Untersuchungen zu verzeichnen gehabt haben; es handelt sich dabei nicht um geringfügige und vereinzelte Differenzen, die man auf spezifische Eigentümlichkeiten der verschiedenen untersuchten Pflanzenarten zurückzuführen geneigt sein möchte, sondern um eine Reihe prinzipieller Unterschiede, die eine eingehende Besprechung notwendig machen.

Wir betrachten zunächst die Sulfosäurefarbstoffe. Ruhland nennt sie „im allgemeinen nicht aufnehmbar“ und stimmt darin mit den Äußerungen früherer Autoren überein. Schon Pfeffer hebt hervor, daß Indigkarmin nicht in lebende Pflanzenzellen einzudringen vermöge; dasselbe stellt Pfeffer für Nigrosin fest.

1) Der Farbstoff wurde heiß gelöst und nach dem Erkalten filtriert.

Overton nennt Säurefuchsin, Ponceaurot, Bordeauxrot und andere Sulfosäuren unter den nicht aufnehmbaren.

Am eingehendsten hat sich Ruhland über die Permeabilität des pflanzlichen Plasmas für Sulfosäurefarbstoffe geäußert. Ponceaurot, Orange G, Wollviolett S, Echtrot B, Tuchrot 3 G A, Oxaminmarron, Bayrisch Blau u. a. dringen nach Ruhland nicht in die lebende Zelle ein, während bei Methylorange, Bordeauxrot, Fuchsin S und einigen andern von demselben Autor „in einzelnen Fällen eine Aufnahme des Salzes festgestellt wurde".

Meine eigenen Untersuchungen lassen erkennen, daß eine erheblich größere Zahl von Sulfosäurefarbstoffen das lebende pflanzliche Plasma zu permeïeren vermag; ich bestätige Ruhlands Angaben für Methylorange, Bordeauxrot und Fuchsin S und füge hinzu, daß auch Ponceaurot, Orange G, Wollviolett S, Echtrot B und außer diesen noch verschiedene andere saure Farben, welche Ruhland nicht in der Liste der von ihm untersuchten Verbindungen nennt, unter den bei meiner Versuchsanstellung verwirklichten Bedingungen in die lebende Pflanzenzelle einzudringen imstande sind. Die Permeabilität pflanzlichen Protoplasmas für Sulfosäurefarbstoffe ist demnach sehr erheblich größer und weiter verbreitet als man bisher anzunehmen Veranlassung hatte. Die von mir mit Fuchsin S oder Coccinin angestellten Versuche zeigen, daß die Permeabilität der lebenden Zellen für die genannten Sulfosäurefarbstoffe nicht etwa das Privilegium einiger weniger Arten ist, sondern außerordentlich vielen Gewächsen zukommt. Dieselben Versuche zeigen ferner, daß nicht etwa die Sulfosäurefarbstoffe nur spurenweise in den Zellen nachweisbar werden, sondern enorm reichlich im Zellensaft erscheinen: die mit Fuchsin S, Coccinin u. a. erzielten Vitalfärbungen kommen fast stets durch sehr starke Speicherung des Farbstoffes zustande.

Ähnlich günstig wie Fuchsin S und Coccinin sind für Vitalfärbungsversuche namentlich Naphthalingrün und Orange G; das letztere sah ich bei verschiedenen Objekten erstaunlich schnell in den lebenden Zellen sich anhäufen. Auch Setopalin und Lichtgrün F S werden schnell und reichlich aufgenommen. Schwächere Färbungen erzielte ich z. B. mit Ponceaurot und Bordeauxrot, mit Biebricher Scharlach und mit Indigkarmin. Ob die Färbungen, welche ich mit letzterem erzielte, vielleicht infolge reduzierender Wirkungen des lebenden Zellinhalts stets schwach blieben, bedarf der näheren Untersuchung.

Wollviolett S unterscheidet sich in seinem Verhalten den Zellen von *Ruta* gegenüber insofern von den untersuchten vital färbenden Sulfosäurefarbstoffen, als es den Zellsaft ungefärbt läßt, welchen diese bald schwächer, bald stärker, nicht selten sogar erstaunlich kräftig zu färben imstande sind. Indigkarmin nimmt insofern eine besondere Stellung ein, als es in den vital gefärbten Zellen sehr häufig ausfällt und in Form von feinen Niederschlagsanhäufungen von der Permeabilität der Zelle Kunde gibt.

Bei Verwendung von Fuchsin S, Coccinin, Orange G, Naphthalingrün u. a. ist die Färbung des Zellsaftes so stark, daß an der Speicherung des Farbstoffes innerhalb der Zellen kein Zweifel bestehen kann. Welche Stoffe es sein mögen, welche in der Zelle die Speicherung der Sulfosäurefarbstoffe herbeiführen, bleibt freilich unklar; höchst wahrscheinlich werden oft schon relativ geringe chemische Änderungen, die sich im Innern der Zelle abspielen, genügen können, um die eingedrungenen Farbstoffe in eine kolloidale Modifikation überzuführen.

Namentlich mit Zellen, welche in sich Fuchsin S und Naphthalingrün reichlich gespeichert hatten, wurden Versuche angestellt, den in den Zellen liegenden Farbstoff durch Auswaschen wieder zu entfernen. Schnitte durch das unreife Perikarp von *Iris sibirica* eignen sich zu solchen Versuchen deswegen sehr gut, weil die Zellen des Perikarpgewebes sehr widerstandsfähig sind und ein vieltägiges Lagern im Wasser gut vertragen. Schnitte aus fuchsingefärbten Früchten blieben eine Woche im Wasser, ohne merklich heller zu werden; auch fließendes Leitungswasser (4×24 Stunden) vermochte keine merkliche Entfärbung zu bewirken. Versuche mit Naphthalingrün V führten zu ähnlichen Resultaten; viele Zellen sterben allerdings, wenn man die Perikarpschnitte in Wasser legt, nach einigen Tagen ab, in anderen erfahren nur die Chlorophyllkörner degenerative Veränderungen, ohne daß das Protoplasma seine Kontraktilität verlöre oder der Zellsaft seine Farbe ausströmen ließe.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich erwähnen, daß manche Objekte außerordentlich lange mit gefärbtem Zellsaft am Leben bleiben können: unreife Früchte von *Iris sibirica* ließ ich 14 Tage in 2 ‰ Fuchsin S-Lösung stehen; das Perikarp färbte sich tiefrot; weitere 14 Tage ließ ich denselben Fruchtstand von *Iris* in Leitungswasser stehen, ohne daß die gefärbt bleibenden Zellen irgendwie Schaden genommen hätten: Plasma, Zellenkern und

Chromatophoren blieben durchaus normal, die Kontraktilität des Plasmas blieb erhalten. Ähnliche Resultate erhielt ich mit stark fuchsingefärbten Fruchtständen von *Iberis umbellata*, mit Sprossen von *Tropaeolum majus* u. a. —

Einige Worte der Erklärung beansprucht das Verhalten des Wollviolett S. Ruhland beschäftigt sich eingehend mit diesem Farbstoff, welcher lipoidlöslich ist, trotzdem aber nicht in die lebenden Zellen einzudringen imstande sei. Höber hat bei der Nachprüfung dieser Angaben ebenfalls sich vergebens bemüht, *Spirogyra*-Zellen mit Wollviolett S intravital zu färben, warnt aber davor, aus dem Ausbleiben der Färbung weitgehende Schlüsse über die Impermeabilität des Plasmas diesem Farbstoff gegenüber zu ziehen; Wollviolett S sei nämlich dadurch ausgezeichnet, daß seine Lösungen von den in lebenden Zellen enthaltenen Stoffen außerordentlich leicht entfärbt werden. Meine eigenen Versuche mit Wollviolett S verliefen meist ergebnislos (s. o.); mit Sicherheit konnte ich das Eindringen der Farbe in die lebende Zelle nur bei *Ruta graveolens* konstatieren: in den Parenchymzellen, welche in der Nähe der Leitbündel des Fruchtknotens liegen, bleibt der Zellsaft vollkommen farblos, aber man sieht nach Behandlung mit Wollviolett S dunkelblaue Tröpfchen in den Zellen liegen; die Permeabilität des Plasmas für Wollviolett ist damit erwiesen[1]).

Chromgrün wurde von Ruhland und Höber untersucht. Ruhland sagt von dem Farbstoff, daß er in lebende, unbeschädigte Zellen nicht einzudringen vermag. „Verwendet man eine starke, schwarzblau gefärbte Lösung, so zeigen sich nach kurzer Zeit Deformationen im Plasma, der Kern ist tot, und nun erst ergibt sich ein schöner blauer Tannatniederschlag. Auch in Zellen anderer Pflanzen tritt der Farbstoff erst ein, wenn eine Schädigung sichtbar ist. Der Plasmaschlauch kann zwar noch kontraktil sein, der Kern ist dann aber bereits tot und speichert ebenfalls Farbstoff.“ Höber ist

---

1) Ob das Ausbleiben einer vitalen Wollviolettfärbung auf eine von den lebenden Pflanzenzellen ausgehende entfärbende Wirkung zurückzuführen ist, welche etwa eingedrungenes Wollviolett unsichtbar werden läßt, muß dahingestellt bleiben. Versuche mit Wollviolettreagenzpapier (Filtrierpapier mit 0,1 % Wollviolettlösung getränkt und getrocknet) ließen zwar erkennen, daß der aus angeschnittenen lebenden Pflanzenorganen ausfließende oder gewaltsam ausgepreßte Saft Wollviolett entfärbt (*Tropaeolum majus*, *Ruta graveolens* u. a.); einen Beweis für die intracellulare entfärbende Wirkung, welche Höber wahrscheinlich mit Recht annimmt, wird man hierin allerdings noch nicht sehen dürfen.

anderer Meinung und teilt mit, daß Chromgrün die Zellen der Spyrogyren „langsam, aber deutlich und intravital" färbe. Meine eigenen Untersuchungen haben mit einigen Pflanzen bekannt gemacht, an welchen sich in Übereinstimmung mit Höbers Angaben Vitalfärbung deutlich nachweisen läßt (s. o.).

Der Nitrofarbstoff Aurantia wird nach Ruhland von der lebenden Zelle nicht aufgenommen; ein sicheres Beispiel für vitale Aurantiafärbung habe auch ich nicht ausfindig machen können (s. o.).

Die fluoreszierenden Pyroninfarbstoffe Eosin, Erythrosin und Echtsäurephloxin werden nach Ruhland nicht vital aufgenommen. Ich habe oben hinreichend ausführlich über die färbende Wirkung des Eosins auf Zellsaft und Zellenkern gesprochen; auch wenn man diejenigen Fälle, in welchen der Zellenkern eosingefärbt erscheint, nicht als unzweideutige Beweise für die Permeabilität lebenden Protoplasmas gelten lassen will, werden die mit Eosin erzielten Epidermisfärbungen und die einwandfreien Vitalfärbungen mit Erythrosin und Echtsäurephloxin genügen, um die Permeabilität lebender Pflanzenzellen für die genannten fluoreszierenden Farbstoffe zu erweisen.

Die von mir untersuchten Farben zeigen, wie die Versuchsprotokolle erkennen lassen, ein sehr verschiedenes Verhalten: viele dringen in die lebende Zelle nicht ein, viele andere dringen ein, — bald schnell und in reichlichen Mengen, bald langsam und spärlich, soweit der mikroskopische Befund hierüber Aufschluß geben kann. Läßt sich irgend eine Gesetzmäßigkeit erkennen, die über Eindringen oder Nichteindringen der Farbstoffe entscheidet?

Zunächst wäre an Overtons Lipoidtheorie zu denken. Overton nimmt an, daß die äußerste Plasmaschicht der Zellen mit einem Cholesterin-Lecithingemisch imprägniert sei, und daß dieses über das Eindringen und Nichteindringen der von außen gebotenen Stoffe entscheide. Stoffe, welche in dem Cholesterin-Lecithingemisch löslich sind, permeïeren in die Zelle; Stoffe, welche sich nicht in ihm lösen, können nicht in die Zelle eindringen.

In dem Verhalten verschiedener Farbstoffe hat Overton eine besonders tragkräftige Stütze seiner Theorie gefunden: lipoidlöslich sind z. B. Methylenblau, Safranin, Toluylenrot, Gentianaviolett, Dahlia, Bismarckbraun u. v. a., lipoidunlöslich sind neben vielen anderen wasserlösliches Nigrosin, Kongorot usw. — Farben, bei welchen die Lipoidlöslichkeit sich mit der Permeïerfähigkeit, die

Lipoidunlöslichkeit sich mit der Unfähigkeit zum Permeïeren nach Overtons Untersuchungen decken.

Ruhland hat darauf aufmerksam gemacht, daß die von Overton gefundenen Beziehungen keine ausnahmelose Regel, kein Gesetz bedeuten: es gibt lipoidlösliche Farben, welche nicht oder nur sehr langsam eindringen, und andrerseits lipoidunlösliche, welche leicht eindringen. Als Beispiele für den ersten Fall nennt Ruhland Nachtblau, Tuchrot 3 G A, Oxaminmarron, Echtrot A, Wollviolett S, Cyanosin, Erythrosin, Chromgrün, Aurantia und einige andere, als Beispiele der zweiten Reihe werden Malachitgrün, Thionin, Methylengrün und Bismarckbraun angeführt. Höber hat Ruhlands Angaben nachgeprüft und die meisten von ihnen bestätigt. Die angeführten Befunde und eine Reihe weiterer Beobachtungen, auf die hier nicht eingegangen zu werden braucht, führen Ruhland zu dem Schlusse, daß Overtons Lipoidtheorie nicht imstande ist, die Erscheinungen der Permeabilität des pflanzlichen Protoplasmas befriedigend zu erklären.

Meine eigenen Ergebnisse mit den oben aufgezählten Farben stehen einerseits mit den von Ruhland gegen Overtons Lehre vorgebrachten Einwänden, andrerseits mit Overtons Befunden mehrfach in Widerspruch. Wollviolett S, welches nach Ruhland trotz leichter Lipoidlöslichkeit nicht zu permeïeren vermag, wurde von mir in lebenden Zellen nachgewiesen; Chromgrün ist nach meinen Untersuchungen ebenso wie nach den von Höber angestellten (s. o.) imstande, in die lebende Pflanzenzelle einzudringen. Erythrosin, welches nach Ruhland und Höber Spirogyren nicht vital färbt, wurde von mir in verschiedenen Objekten vital färbend gefunden.

Während demnach auf der einen Seite eine Reihe meiner Befunde für Overtons Lehre spricht und die von Ruhland geäußerten Zweifel hinsichtlich der Berechtigung der Overtonschen Theorie einzuschränken scheint, geht andererseits aus meinen oben mitgeteilten Färberesultaten deutlich hervor, daß eine ansehnliche Zahl von Sulfosäurefarbstoffen, welche lipoidunlöslich sind, und nach Overtons Theorie keine Permeïerbarkeit erwarten lassen sollten, leicht und reichlich in die Pflanzenzellen hineingeht.

Säurefuchsin, Coccinin, Ponceaurot, Bordeauxrot, Orange G, Indigkarmin, Guineagrün B, Setopalin, Naphthalingrün und Lichtgrün F S wurden als Vitalfarbstoffe erkannt, und die meisten von ihnen wurden in meinen Versuchen von den

lebenden Pflanzenzellen außerordentlich schnell und reichlich aufgenommen.

Die Widersprüche zwischen der Lipoidtheorie und meinen Befunden sind so zahlreich und so auffällig, daß es ohne weiteres klar ist, daß uns beim Suchen nach den Gesetzmäßigkeiten, welche über Eindringen und Nichteindringen entscheiden, die Lipoidtheorie nicht vorwärts helfen wird.

Nur mit einigen Worten mag auf die von Höber neuerdings aufgestellte Theorie eingegangen werden, nach welcher zahlreiche Farbstoffe einen ausgesprochenen Parallelismus zwischen ihrer elektrischen Ladung und ihrem Vitalfärbevermögen erkennen lassen. Die negativ elektrischen Farben können nach Höber in die Zelle nicht eindringen; die positiven, darunter auch das lipoidunlösliche Thionin, können es.

Auch diese von Höber aufgedeckten Beziehungen führen uns zu keiner befriedigenden Erklärung der eigenen Befunde, nachdem verschiedene sulfosaure Farben als vitale erkannt worden sind.

Befriedigendere Ergebnisse verspricht ein Vergleich zwischen Vitalfärbevermögen und der Diffusibilität der Farbstoffe. Ruhland und Höber haben über die letztere Untersuchungen angestellt, namentlich Höber hat die physikalischen Eigenschaften zahlreicher Farbstoffe geprüft, und die Aufnahme der Farben seitens der Froschniere zu der Diffusibilität der Farbstoffe bzw. zu ihrer Kolloidität in Beziehung zu setzen versucht. Der genannte Autor hat seine Versuchsergebnisse in einer Tabelle zusammengestellt, die ich hier wiederholen möchte. Die vierte Kolumne der Tabelle berichtet über meine eigenen Versuche: da sich die Färbbarkeit der Pflanzenzellen verschiedenen Farbstoffen gegenüber nicht bei allen Pflanzen als gleich erwiesen hat, lege ich dieser Tabelle nur die an einer Species gewonnenen Erfahrungen zugrunde; es handelt sich in den Mitteilungen der vierten Kolumne der Tabelle nur um das Verhalten von *Tropaeolum majus*, das ich in der Weise feststellte, daß langgestielte Blätter der Kapuzinerkresse in die Farbstoffsolutionen gestellt wurden; nach 24 Stunden wurde das Parenchym der Blattstiele auf Vitalfärbung untersucht. *Tropaeolum* wurde gewählt, weil seine Blattstiele in 24 Stunden sehr viele Farbstoffe in leicht nachweisbaren Mengen intravital in ihren Zellen aufnehmen.

Farbstoff	Kolloidität	Von der Niere des Frosches importiert: stark +, wenig w, gar nicht —	*Tropaeolum*, Blattst.: starke Vitalfärb. +, schwache „ w, keine „ —
Indigkarmin	gering bis fehlend	+	+
Orange I	desgl.	+	
Orange G G	desgl.	+	— [1]
Ponceau B	desgl.	+	
Ponceau 2 R	desgl.	+	+
Säurefuchsin	desgl.	+	+
Patentblau V	desgl.	+	+
Naphtholgelb	desgl.	+	
Coccinin	desgl.	—	+
Erioglaucin	desgl.	+	
Lichtgrün F S	desgl.	+	+
Guineagrün B	desgl.	+	+
Brillantcroceïn 3 B	desgl.	—	
Patentblau A	desgl.	+	—
Säureviolett 6 B	mittelmäßig	+	
Anilinblau	desgl.	+	
Nigrosin	desgl.	w	—
Indulin	desgl.	w	—
Kongorot	stark	—	—
Bayrisch Blau	desgl.	+	—
Biebricher Scharlach	desgl.	—	w
Hessisch Bordeaux	desgl.	w	
Salmrot	desgl.	w	
Croceïnscharlach 7 B	desgl.	w	
Palatinschwarz	desgl.	w	
Diamingrün B	desgl.	—	—
Kongobraun	desgl.	—	—
Azoblau	desgl.	—	—
Benzoazurin	desgl.	—	
Violettschwarz	desgl.	—	
Alkaliblau 3 B	desgl.	—	
Berliner Blau	desgl.	—	

Höber hat später noch seine Untersuchungen erweitert und eine große Reihe anderer Farbstoffe nach denselben Gesichtspunkten geprüft. Ich nenne im folgenden wenigstens noch diejenigen Farben, die von ihm und mir untersucht worden sind, und stelle die von uns gewonnenen Ergebnisse in ähnlicher Weise wie in der ersten Tabelle zusammen.

1) Höber arbeitete mit Orange GG-Merck, ich mit Orange G-Grübler.

Farbstoff	Kolloidität	Höbers Versuche (Froschniere)	Eigene Versuche (*Tropaeolum)*
Setopalin	gering bis fehlend	+	—
Naphthalingrün V . .	desgl.	+	+
Echtsäurephloxin . .	desgl.	+	+
Wollviolett	desgl.	—	—
Echtrot B	halb hydrophil-kolloidal	+	+
Erythrosin	desgl.	+	+
Benzoreinblau . . .	hydrophil-kolloidal	+	—
Trypanrot	desgl.	+	—
Diaminreinblau . . .	desgl.	+	—
Echtrot A	suspensions-kolloidal	+	—
Oxaminmarron . . .	desgl.	—	—

Die Tabellen scheinen mir schon deswegen großes Interesse zu beanspruchen, weil sie an den Beziehungen zwischen der vitalen Aufnehmbarkeit der Farben seitens der Pflanzenzellen und ihrer Diffusibilität kaum noch einen Zweifel lassen.

Von sämtlichen Farbstoffen, deren Kolloidität Höber gering bis fehlend nennt, waren, soweit meine Untersuchungen reichen, nur zwei nicht imstande, binnen 24 Stunden die Parenchymzellen im Blattstiel von *Tropaeolum* vital zu färben, Patentblau A und Wollviolett S. Das erstere erwies sich auch (s. o.) bei Prüfung verschiedener anderer Gewächse als unfähig zur vitalen Färbung, andererseits vermochte es in lebende Zellen von *Lilium*-Blüten einzudringen. Die Ausnahme, welche Wollviolett S macht, ist insofern besonders beachtenswert, weil eben dasselbe Wollviolett auch bei Höbers Tierversuchen eine Ausnahmestellung einnimmt; daß das Wollviolett auf die negativen *Tropaeolum*-Versuche hin aber nicht schlechthin zu den „nicht vitalen“ Farbstoffen gerechnet werden darf, geht aus den positiven Versuchen mit *Ruta graveolens* hervor. Höber resümiert seine Versuche mit leicht diffundierenden Farbstoffen in dem Satze: „Wenn ein Farbstoff wenig, bzw. nicht kolloidal ist, so wird er leicht aufgenommen.“ Zu demselben Ergebnis führen auch die oben geschilderten Versuche mit Pflanzenzellen.

Wie steht es mit den kolloidalen Farbstoffen? Höber gibt an, daß selbst stark kolloidale Farbstoffe wie Kongorot, Bayrisch Blau und Biebricher Scharlach von den Nierenzellen reichlich aufgenommen werden können; andere hochkolloidale Farben wie Hessisch Bordeaux, Salmrot u. a. werden nur wenig, noch andere wie Diamingrün B, Kongobraun, Azoblau u. a. werden gar nicht aufgenommen;

alle Farben andrerseits, welche von den Nieren nicht aufgenommen werden, sind — außer Wollviolett S — stark kolloidal. Der Satz. den Höber ableitet: „wenn ein Farbstoff von den Epithelien der Niere nicht aufgenommen werden kann, dann ist er hochkolloidal", darf daher nicht umgekehrt werden.

Bei meinen eigenen Versuchen läßt das Verhalten der kolloidalen Farbstoffe sehr viel größere Einheitlichkeit erkennen als bei Höbers Tierversuchen: selbst die mäßig stark kolloidalen Farbstoffe Nigrosin und Indulin haben in der auf *Tropaeolum* sich beziehenden Tabelle ebenso gut ihr Minus-Zeichen bekommen wie die stark kolloidalen Farben Kongorot, Bayrisch Blau, Azoblau, Oxaminmarron usw.

Völlig durchgeführt ist aber der Parallelismus zwischen der Kolloidität der Farben und der Permeabilität bzw. Impermeabilität der Pflanzenzellen auch hier nicht; denn Biebricher Scharlach, der sich bei Höbers Versuchen positiv verhielt, vermochte zuweilen auch *Tropaeolum* vital zu färben; verschiedene Blätter verhielten sich dem Farbstoff gegenüber nicht völlig gleich[1]); auch die mit anderen Pflanzen angestellten Versuche ergaben bald Vitalfärbung, bald Unfärbbarkeit (s. o.).

Weiterhin machen zwei von denjenigen Farbstoffen, welche Höber als halb-hydrophil-kolloidal bezeichnet: Echtrot B und Erythrosin eine Ausnahme; sie gehören beide zu den schwer fällbaren kolloidalen Farbstoffen. Das positive Resultat, welches meine Versuche mit den beiden Farben in Übereinstimmung mit denjenigen Höbers lieferten, wird aber nicht dazu verführen dürfen, eine Parallele zwischen Vitalfärbbarkeit und Fällbarkeit zu vermuten, — ich verweise auf den negativen Ausfall der mit den schwer fällbaren Trypanrot, Benzoreinblau und Diaminreinblau angestellten Pflanzenversuche (s. Tabelle).

Sehen wir von dem für Echtrot B, Erythrosin und ähnlichen Farbstoffen konstatierten Verhalten ab, so ergibt sich, daß nicht kolloidale Farbstoffe oder solche von geringer Kolloidität im allgemeinen leicht in Pflanzenzellen eindringen können, andrerseits die kolloidalen Farbstoffe im allgemeinen zur Vitalfärbung der Pflanzenzellen ungeeignet sind. Welchen Grad dieser Mangel an Eignung bei den verschiedenen kolloidalen Farbstoffen erreicht, mag zunächst noch dahingestellt bleiben; denn es wäre sehr gut möglich,

1) Infolge ungleichen Alters?

daß unter denjenigen kolloidalen Farben, mit welchen ich auch bei Untersuchung verschiedenartiger Pflanzen und Pflanzenorgane niemals eine Vitalfärbung erzielen konnte, die eine oder andere sich findet, welche andere Versuchspflanzen doch zu färben vermag; auch darf nicht außer acht gelassen werden, daß bei der von mir geprüften Versuchsanstellung sehr geringe Farbstoffaufnahme leichter übersehen werden kann, als bei der Prüfung von Wurzelhaaren oder *Spirogyra*-Zellen. Auch wenn es gelingen sollte, Versuchspflanzen ausfindig zu machen, deren Zellen sich mit Azoblau, Kongorot usw. vital schwach färben, wird doch der Unterschied zwischen nicht (oder schwach) kolloidalen Farbstoffen und stark kolloidalen, wie ihn die Tabellen erkennen lassen, nicht in Abrede gestellt werden können. Ruhland resümiert seine Untersuchungen über die Kolloidität der Farbstoffe und ihre vitale Aufnahme in Pflanzenzellen dahin, daß nach ihm in keinem Falle unzweifelhaft erwiesen sei, „daß der Grad der Kolloidität entscheidend oder wesentlich mitbestimmend für die Aufnahme der Farbstoffe in lebende Zellen wäre“. Ich bin der Meinung, daß der von Ruhland geleugnete Zusammenhang bei den von mir untersuchten sauren Farbstoffen tatsächlich besteht, und Ruhlands Satz in seiner allgemeinen Fassung nicht aufrecht erhalten werden kann.

Höber unterscheidet zwischen physikalischer und physiologischer Stoffaufnahme: „physikalisch“ ist die Aufnahme derjenigen Farbstoffe, deren Permeïeren durch Overtons Lipoidtheorie verständlich gemacht wird, „physiologisch“ sind diejenigen Stoffaufnahmevorgänge, welche mit jener Theorie nichts zu tun haben und ihr widersprechen. Physiologisch wäre demnach die von mir beobachtete Vitalaufnahme des Säurefuchsins, des Coccinins und zahlreicher anderer Sulfosäurefarbstoffe zu nennen. Nachdem zahlreiche Farbstoffe gefunden worden sind, welche trotz ihrer Lipoidunslöslichkeit und höchst wahrscheinlich infolge ihrer leichten Diffusibilität mit großer Schnelligkeit in die lebenden Zellen zu permeïeren imstande sind, scheint mir noch weniger als vorher die Scheidung zwischen physiologischer und physikalischer Farbstoffaufnahme angebracht zu sein; die Vitalaufnahme des Säurefuchsins ist genau ebenso „physikalisch“ wie die des Methylenblau. Mir will es scheinen, daß die Hö bersche Unterscheidung unnötig ist und leicht irreführend werden kann, und ich stimme hierin mit Ruhland durchaus überein.

Diejenigen sulfosauren Farbstoffe, welche nach meinen Untersuchungen der Overtonschen Theorie widersprechen, sind zum

Teil, so weit ich hierüber unterrichtet bin, auf ihr Vitalfärbevermögen pflanzlichen Zellen gegenüber von früheren Autoren noch nicht geprüft worden; die Mehrzahl von ihnen hat aber schon wiederholt zu botanisch-zellenphysiologischen Untersuchungen gedient: meine Resultate stimmen auch bei ihnen mit den Ergebnissen der früheren Autoren nicht überein, und es bedarf einer näheren Prüfung, worauf die Differenzen in den Ergebnissen verschiedener Untersucher zurückzuführen sein mögen. Säurefuchsin, Orange G und andere Farben werden, wie oben geschildert worden ist, so außerordentlich reichlich in den Zellen aufgenommen, daß die Annahme, es seien mit ihnen zwar Färbungen erzielt, ihr Vitalfärbevermögen sei aber bisher übersehen worden, nicht zulässig ist.

Die Differenz in den Resultaten liegt offenbar viel weniger in der Wahl der Untersuchungsobjekte als in den Bedingungen, unter welchen die Autoren den lebenden Pflanzen die verschiedenen Farbstofflösungen zugeführt haben, begründet. Algenzellen oder Wurzelhaare, welche in Farbsolutionen getaucht werden, befinden sich offenbar unter ganz anderen Bedingungen als die neben Gefäßen liegenden Pflanzenzellen, zu welchen von den Gefäßen her die Farbstofflösungen treten.

Die makroskopische Betrachtung der künstlich gefärbten Pflanzen macht es klar, daß überall da, wo kräftige Transpiration wirkt, die vitale Färbung sehr schnell eintritt und es zu sehr reichlicher Farbstoffaufnahme kommt: in den Blattspreiten und in den zarten Blumenkronblättern. Ferner erscheinen diejenigen Stellen, an welchen Hydathoden für besonders reichliche Wasserabgabe sorgen (*Tropaeolum*), hinsichtlich der Farbstoffaufnahme bevorzugt. Pflanzen, die man im feuchten Raume hält (Versuche mit *Zea mays* u. a.), färben sich viel später als solche, welche normal transpirieren können. Lokale Hemmung der Transpiration (Bedeckung von *Iris*-Blättern u. a. mit geschmolzener Kakaobutter) veranlaßt lokale Verzögerung der Vitalfärbung; lokale Förderung der Transpiration (Beseitigung der Epidermis an den Blättern von *Sedum telephium*) ruft eine Beschleunigung oder Verstärkung der Vitalfärbung hervor. Kleine Wunden, die sich an Blumenkronen oder Spreiten finden, lassen lokale Färbung besonders kräftiger Art zustande kommen, wobei das Wirksame wiederum die gesteigerte Transpiration ist[1]).

1) Wunden, welche man durch Kakaobutter schließt, rufen, wie ich mich durch Versuche an *Iris*- und *Sedum*-Arten überzeugen konnte, keine Förderung der Vitalfärbung hervor.

Die Transpiration hat, wie aus dem Gesagten hervorgeht, einen großen Einfluß auf das Tempo der Vitalfarbaufnahme und auf die Ausbreitung, in welcher sich die Vitalfärbung innerhalb des Gewebes oder Organes nachweisen läßt. Die oben geschilderten Färbeversuche stellen geradezu ein vortreffliches Hilfsmittel dar, um stark transpirierende Stellen an intakten Pflanzenorganen leicht sichtbar zu machen und die große Bedeutung der Transpiration für die Stoffwanderung zu demonstrieren. Aber unbedingt erforderlich sind die Transpiration und die durch sie bewirkte Saugwirkung keineswegs für das Zustandekommen der Vitalfärbung mittelst lipoidunlöslicher Sulfosäurefarbstoffe. Das lehren außer den Vitalfärbungen, die ich im Innern massiver, mäßig stark transpirierender Organe (Fruchtknoten von *Iris*-Arten) erhielt, namentlich die Versuche, bei welchen das Untersuchungsobjekt vollkommen in die Farbstofflösung getaucht wurde: turgeszente, etwa 2 cm lange Stücke von den Internodien der Kapuzinerkresse wurden mehrere Tage in 2 ‰ Säurefuchsinlösung gelegt; nach drei Tagen waren die neben den Leitbündeln liegenden Parenchymzellen sehr kräftig vital gefärbt.

Leider gelingt es nur schwer, das Verhalten intakter Pflanzenorgane, die von den Gefäßen her mit Farbstofflösung versorgt werden, mit dem der üblichen mikroskopischen Präparate zu vergleichen; bringt man die letzteren in hinreichend starke Farblösungen, so gehen sie zugrunde, noch bevor Farbstoffaufnahme eingetreten ist. Künftige Versuche werden hoffentlich mit Objekten bekannt machen, deren Zellen widerstandsfähig genug sind, um den gewünschten Vergleich zu ermöglichen. Als halbwegs geeignet möchte ich hier die Blumenblätter mancher Blüten, die sich zu Vitalfärbungen geeignet gezeigt haben, nennen (namentlich *Omphalodes linifolia*): an kleinen Stücken der Korollen bleiben in kräftigen Lösungen von Orange G lange Zeit die Epidermis- und Grundgewebszellen völlig farblos, während die in der Lösung stehenden Infloreszenzen schon vor Ablauf von 3 oder 4 Stunden an ihren Kronen die schönste Vitalfärbung erkennen lassen.

Welcher Art aber auch die Faktoren sein mögen, die in intakten Pflanzenorganen die schnelle und kräftige Färbung der den Leitbündeln anliegenden Parenchymzellen und selbst der ihnen relativ fern liegenden Epidermiszellen bewirken, jedenfalls werden wir annehmen dürfen, daß dieselben Faktoren auch bei der Überführung anderer nicht kolloidaler Stoffe, wie z. B. des Zuckers, aus den Gefäßen ins benachbarte Gewebe wirksam werden und die Stoff-

aufnahme seitens der lebenden Zellen unabhängig von Lipoidlöslichkeit und -unlöslichkeit ermöglichen können. —

Es kam mir bei der Abfassung der vorliegenden Arbeit nur darauf an, nähere Angaben über die Permeabilitätsverhältnisse der Zellen intakter Pflanzenorgane insbesondere gegenüber sauren Farbstoffen zusammenzustellen und auf den Zusammenhang zwischen der Permeïerfähigkeit und der Diffusibilität der Farbstoffe hinzuweisen, und ich bin daher auf die Erscheinungen, die mir an künstlich gefärbten Pflanzenorganen aufgefallen sind, im großen und ganzen nur dann eingegangen, wenn sie unmittelbar Beiträge zum Thema lieferten. Ich möchte zum Schluß nur ganz kurz darauf aufmerksam machen, daß mit Hilfe der hier beschriebenen Vitalfärbemethode noch mancherlei andere Fragen sich in Angriff werden nehmen lassen, vor allem solche, welche sich auf die Stoffwanderung beziehen und auf die Beteiligung der Gefäßbündelendigungen an dieser. Daß unter Umständen die Intensität der vitalen Färbung und ihre Verbreitung im Gewebe zum Indikator der Energie werden kann, mit welcher die Transpiration der Pflanzenorgane sich betätigt, und ungleich stark transpirierende Teile eines Organs leicht zu unterscheiden gestattet, habe ich vorhin schon angedeutet. Pflanzen, welche längere Zeit in den Farbstofflösungen stehen, lassen an den in Entwicklung begriffenen Organen Wachstumsanomalien erkennen, die ebenfalls Beachtung verdienen dürften. Dem Anatomen wird die vitale Färbung der Pflanzen durch die in den Leitbündeln aufsteigende Farbstofflösung vielleicht ein neues Mittel zum Studium der Membranen und ihrer Färbbarkeitsverhältnisse an die Hand geben. Das Studium des feineren Baues der in den Blumenkronenblättern liegenden Leitbündelendigungen dürfte ebenfalls durch die Vitalfärbemethode gefördert werden können.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Es gelingt, viele Anilinfarben in die lebenden Zellen intakter Pflanzenorgane strömen zu lassen, wenn man die Lösungen der Farben in den Leitbündeln der Versuchspflanzen aufsteigen läßt.

2. Zahlreiche saure Farbstoffe, welche bisher als „nichtvital" galten, erweisen sich bei der angegebenen Versuchsanstellung als vital aufnehmbar. Namentlich die den Leitbündeln unmittelbar anliegenden Parenchymzellen nehmen reichliche Mengen vieler Farbstoffe sehr schnell in sich auf.

3. Vitale Färbungen wurden an zahlreichen Objekten (Achsen, Blättern, Blüten und Früchten mono- und dikotyler Pflanzen) mit leicht diffusiblen sauren Farbstoffen erzielt; besonders kräftig färben z. B. Säurefuchsin, Coccinin, Orange G, Naphthalingrün V.

4. Mit kolloidalen sauren Farbstoffen wurden im allgemeinen keine Vitalfärbungen erzielt; eine Ausnahme machen der Biebricher Scharlach, der bei verschiedenen Objekten mäßig starke Vitalfärbungen lieferte, sowie Echtrot B.

5. Wollviolett S vermag vital in die Zellen von *Ruta graveolens* einzudringen; Chromgrün färbt die Zellen verschiedener Gewächse intra vitam. Mit den fluoreszierenden Pyroninfarbstoffen Eosin, Erythrosin und Echtsäurephloxin wurde an zahlreichen Pflanzen kräftige Vitalfärbung erzielt.

6. Säurefuchsin, Orange G, Naphthalingrün V, Coccinin u. a. werden in den Zellen, in welche sie eingedrungen sind, in unbekannter Weise gespeichert; der Zellsaft der gefärbten Zellen erscheint dunkelrot, dunkelgrün, bezw. kräftig gelb. Mehrtägige Versuche, den Farbstoff durch Auswaschen in stehendem oder fließendem Wasser zu beseitigen, führten niemals zu nennenswerter Entfärbung der lebenden Zellen.

7. Wollviolett S erscheint in den Zellen, in welche es nachweislich eingedrungen ist, an kleine Öltröpfchen gebunden. Indigkarmin ruft an den untersuchten Objekten niemals tiefblaue Färbungen hervor, sondern färbt entweder den Zellsaft zart blau oder fällt in den Zellen als feiner Niederschlag aus.

8. Overtons Lipoidtheorie ist nicht imstande, das Eindringen bezw. Nichteindringen der untersuchten Farbstoffe zu erklären.

9. Ruhlands Satz, daß zwischen Diffusibilität bezw. Kolloidität der Farbstoffe und ihrem Eindringen in lebende Pflanzenzellen keine nachweisbaren Beziehungen bestehen, steht mit dem Verhalten der untersuchten sauren Farbstoffe nicht in Einklang.

10. Transpiration befördert die vitale Farbstoffaufnahme in leicht erkennbarer Weise.

Kiel, Juli 1911.

Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen.

Von

Hermann Ritter von Guttenberg.

Mit 1 Textfigur.

I. Historisch-Kritisches.

Rothert (96) hat in seiner bekannten Arbeit über den Heliotropismus als erster die Ansicht vertreten, „daß im Cotyledo der . . . Gramineen eine kurze Gipfelregion sich durch besonders starke geotropische Empfindlichkeit auszeichnet, daß also hier die geotropische Empfindlichkeit in derselben Weise ungleichmäßig verteilt ist wie die heliotropische Empfindlichkeit“ (S. 189). Zu dieser Behauptung führte ihn der Verlauf der geotropischen Krümmung bei Keimblattscheiden von *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*. Er beobachtete nämlich, daß die geotropische Krümmung der Koleoptilen stets an deren äußerster Spitze beginnt, obwohl diese nach seinen Messungen (S. 28) bedeutend schwächer wächst als eine bestimmte tiefer liegende Zone. Daraus zog Rothert den Schluß, daß die Reizung der Spitze eine stärkere sein müsse als die der Hauptwachstumszone. Daß andrerseits die geotropische Empfindlichkeit ihren Sitz nicht nur in der Koleoptilenspitze habe, war schon den Dekapitierungs-Versuchen Ch. und Fr. Darwins (81 S. 402) zu entnehmen und wurde von Rothert (S. 200) bestätigt. An geköpften Keimlingen trat, wenn auch verspätet und schwächer, so doch stets geotropische Krümmung ein.

Später stellte Czapek (98) mit *Avena* folgenden Versuch an. Er exponierte Koleoptilen solange horizontal, bis sie eine deutliche Krümmung an der Spitze zeigten. Dann stellte er einige Pflanzen

senkrecht auf, wogegen andere um 180° gedreht wieder horizontal gelegt wurden. Bei ersteren trat der Ausgleich der geotropischen Nachkrümmung rascher ein als bei letzteren. Czapek will dieses Verhalten darauf zurückführen, daß bei den senkrecht aufgestellten Keimlingen die gekrümmte Spitze in einer stärkeren geotropischen Reizlage sich befände als bei den neuerdings horizontal gelegten Pflanzen, wogegen bei letzteren die Zone stärksten Wachstums bei der 2. Exposition eine starke der ersten entgegengesetzte Reizung erfährt. Da nichtsdestoweniger, wie erwähnt, der Ausgleich der ersten Krümmung an den vertikal gestellten Pflanzen rascher erfolgte, schließt Czapek auf eine höhere geotropische Empfindlichkeit der Spitze.

Němec (01) wiederholte den Dekapitierungsversuch mit *Avena sativa* und *Panicum miliaceum* und fand, daß der Krümmungswinkel ein viel größerer ist, wenn nur ein kurzer Spitzenteil abgeschnitten wird, also wenn eine größere Zone entfernt wird. So hatten sich *Avena*-Koleoptilen, denen ein 2—2,5 mm langes Spitzenstück abgeschnitten worden war, nach 24 Stunden fast vollständig aufgerichtet, wogegen Pflanzen, die einer 3,5—4 mm langen Spitzenzone beraubt worden waren, sich in gleicher Zeit nur halb so stark aufkrümmten. Auf Grund dieses Versuchsergebnisses nimmt Němec eine höhere geotropische Empfindlichkeit der Spitze an.

Einen wesentlichen Fortschritt bedeutete dann die von Fr. Darwin (99) angewendete Untersuchungsmethode. Er verwendete zu seinen Versuchen neben *Phalaris* besonders *Setaria* und *Sorghum*, zog also auch das Verhalten der Paniceen in den Kreis seiner Betrachtungen. Bei diesen bleibt bekanntlich die Koleoptile kurz und es kommt zur Ausbildung eines längeren Internodiums, welches ich im folgenden nach seiner Lage zwischen Scutellum (Kotyledo) und Koleoptile als Epikotyl[1]) bezeichnen will. Dieses Epikotyl dient der rasch auswachsenden Koleoptile als Bewegungsorgan. Darwin war es nun eigentlich nicht um die Frage der Spitzenperzeption zu tun, sondern mehr um den Nachweis, daß die geotropische Empfindlichkeit bei den Paniceen ebenso wie die heliotropische auf die Koleoptile beschränkt sei, und das Bewegungsorgan (das Epikotyl) selbst den Reiz nicht empfinde. Da er aber seinen gleich zu beschreibenden Versuch auch mit *Phalaris* anstellte und zwar mit

1) Darwin, der für die Koleoptile den Namen Kotyledo beibehält, benutzt folgerichtig den Ausdruck Hypokotyl.

Keimlingen, deren Koleoptilen bis zum Samen reichten[1]), so hat er sich doch auch mit der Spitzenperzeption beschäftigt. Auffallend ist dabei, daß er die für *Phalaris* ermittelten Resultate nicht von den Beobachtungen trennt, die er an Paniceen machte, obwohl es sich in beiden Fällen, wie wir gleich hören werden, um ein prinzipiell sehr verschiedenes Verhalten handelt. Darwins Versuche basieren auf folgendem Gedanken: Wenn die Perzeption des Schwerereizes tatsächlich nur oder vorwiegend in der Koleoptile stattfindet, so muß, falls man diese dauernd horizontal hält, das Bewegungsorgan sich ad infinitum, d. h. solange es überhaupt wachstumsfähig ist, krümmen, da ja die geotropische Reizung in der Koleoptile andauert. Es muß also schließlich zu einer spiraligen Einrollung des Epikotyls kommen. Der Ausfall der Versuche bestätigte Darwins Erwartungen. Paniceen, deren Koleoptilen in horizontal liegende Glaskapillaren eingeführt worden waren, krümmten sich zunächst im Epikotyl auf, blieben aber nicht in der Inverslage stehen, sondern krümmten sich immer weiter, so daß schließlich korkzieherförmige Windungen im Epikotyl zustande kamen. Freilich traten auch dann Krümmungen auf, wenn die Koleoptilen in senkrecht stehende Glasröhrchen gesteckt wurden, doch betrug, wenn die senkrechte Aufstellung eine möglichst genaue war, die Abweichung des Epikotyls bei *Sorghum* nur 30° von der Vertikalen. Auch bei *Phalaris* wurde, wenn die Spitze der Koleoptile horizontal befestigt war, von der Wachstumszone eine Schlinge gebildet (Darwins Fig. 2). Diese Wachstumszone liegt aber hier in der Koleoptile selbst und nicht wie bei den Paniceen, im Epikotyl. Wäre der Darwinsche Versuch eindeutig — daß er es nicht ist, wird später zu besprechen sein, — so wäre durch ihn für die Paniceen und für *Phalaris* ganz verschiedenes erwiesen: für erstere, daß die Perzeption in der Koleoptile erfolge und nicht im Epikotyl, für *Phalaris* dagegen, daß die Perzeption in der Spitze der Koleoptile stattfinde und nicht in der Hauptwachstumszone derselben. Wie erwähnt, hat Darwin diese Unterscheidung bei der Besprechung seiner Versuche nicht vorgenommen, sondern sich begnügt auf Grund letzterer anzunehmen, daß bei allen von ihm studierten Objekten die Perzeption in der Koleoptile und nicht im Epikotyl erfolge, oder daß wenigstens eine im Epikotyl vorhandene Empfindlichkeit von der der Koleoptile weit übertroffen werde.

---

1) Nach Darwins eigener Angabe und Abbildung (Fig. 2). *Phalaris* kann je nach der Kulturmethode mit sehr langem oder sehr kurzem Epikotyl gezogen werden.

In ähnlicher Weise wie Fr. Darwin hat dann Massart (02) experimentiert. Wurden Keimlinge von *Secale* und *Avena* mit der Koleoptilenspitze in horizontal liegenden Strohhalmen mit Gips befestigt, so krümmten sich die freien basalen Teile der Koleoptilen nach aufwärts, passierten die invers vertikale Stellung und beendeten ihre Krümmung erst, nachdem sie diese Lage bedeutend überschritten hatte. Massart folgert daraus, daß die größte Empfindlichkeit in der horizontal fixierten Spitze ihren Sitz habe, und daß die an dieser Stelle herrschende Erregung infolge von Reizleitung die Überkrümmung der basalen Partie veranlasse. Da aber auch diese letztere Zone den Schwerereiz in geringem Maße empfinde, und nach dem Überschreiten der Inverslage in eine geotropische Reizstellung gelange, so könne die Krümmung nicht unbegrenzt fortschreiten. Vielmehr muß es nach Massart dann zu einem Stillstande der Bewegung kommen, wenn die bei der Annäherung an die Horizontallage steigende Erregung des überkrümmten Teiles so groß wird wie die entgegengesetzte Erregung, die von der Spitze zugeleitet wird. Wurden dagegen Keimlinge einer Panicee, nämlich von *Panicum miliaceum* mit der Spitze der Koleoptile horizontal befestigt, so kam es nicht zu einem Stillstande der Bewegung, sondern zu einer spiraligen Einrollung des Epikotyls, wie bei den Versuchen Fr. Darwins. Demnach wäre hier die Empfindlichkeit ausschließlich auf die Koleoptile beschränkt.

Alle bisher mitgeteilten Versuchsergebnisse hatten es wohl ziemlich wahrscheinlich gemacht, daß bei den Poaeoideen[1]) die geotropische Empfindlichkeit vorwiegend (oder ausschließlich) in der Spitze der Koleoptile lokalisiert sei und daß bei den Paniceen nur letztere den geotropischen Reiz empfinde, einen einwandfreien Beweis für diese Annahme hatten sie jedoch nicht erbracht. Wir wollen gleich hören, was sich gegen die Deutung der einzelnen Versuche vorbringen läßt. Was zunächst die Folgerung Rotherts betrifft, so ist zu bemerken, daß die Krümmung an der langsamer wachsenden Spitze auch dann zuerst beginnen kann, wenn die Empfindung an anderer Stelle, z. B. in der Hauptwachstumszone erfolgt; es kann eben die Reaktionszeit der Spitze auch in diesem Falle kürzer sein als die der unteren Teile.

Die von Czapek verwendete Methode ist zu wenig genau, um aus ihr bestimmtes abzuleiten. Erstlich gibt Czapek an, daß die

1) Unter diesem Namen werden die Gramineen mit nicht oder schwach entwickeltem Epikotyl zusammengefaßt.

erste Exposition so lange dauerte „bis die Keimscheidenspitze eben deutlich aufgerichtet erscheint“, dann aber heißt es, daß der Ausgleich der Krümmung bei den nachher vertikal exponierten Pflanzen deshalb rascher eintrat. „weil hier die Spitze horizontal lag“, wogegen sie bei den neuerdings horizontal gelegten Keimlingen „anfangs abwärts gerichtet stand“. Dem widerspricht, daß nach meinen und Rotherts Beobachtungen (vgl. dessen Fig. 60. S. 190) die erste Spitzenkrümmung bei *Avena* niemals 90°, sondern nur etwa 45° beträgt. Dann befindet sich aber die Spitze zu Beginn der zweiten Exposition Czapeks in beiden Fällen in annähernd gleicher Reizlage (ca. + 45° und — 45°). Ist die Krümmung dagegen soweit fortgeschritten, daß die Spitze tatsächlich einen Winkel von 90° erreicht hat, so befindet sich nicht die Spitze allein, sondern auch ein beträchtlicher Teil der Wachstumszone in dieser Lage, wie der Fig. 60 c Rotherts ohne weiteres zu entnehmen ist. Bei der zweiten Exposition Czapeks befanden sich dann aber größere Partien der Wachstumszonen in derselben Lage wie die Spitzen und können für das Resultat allein, oder wenigstens mit ausschlaggebend gewesen sein. — Auch den Dekapitierungsversuchen von Němec wird man keine große Beweiskraft zusprechen können. Ist es doch nicht möglich, bei Verwendung dieser Methode den Einwand auszuschließen, daß der Wundshock bei Entfernung eines größeren Spitzenteiles zunehme, die Reaktionsfähigkeit in höherem Maße beeinträchtigt werde usw.

Gegen die Deutung, die Fr. Darwin und Massart ihren Versuchen gegeben haben, sind Bedenken besonders von Miehe (02) und Jost (03) geäußert worden. Indem ich hier auf die Ausführungen der genannten Autoren verweise, will ich nur kurz bemerken, daß ihr Einwand auf folgender Überlegung beruht. Wenn man die Koleoptile an der Spitze horizontal befestigt, so befindet sich stets auch ein Teil der interkalaren Streckungszone mehr — minder in der Horizontallage, also in der Reizlage, da ja die Wachstumszone, möge sie nun der Koleoptile oder dem Epikotyl angehören, fest mit dem horizontal fixierten Stück verbunden ist. Es wird daher auch jedes neue Zuwachsstück der interkalaren Wachstumszone geotropisch gereizt und es könnten sich so die zuwachsenden Partien auch auf Grund eigener Empfindlichkeit aufrichten. Jedes neue Stück des Zuwachses schiebt, bezw. krümmt die bereits vorher aufgekrümmten Teile weiter und so kann es gleichfalls zu spiraligen Windungen im Epikotyl kommen, voraus-

gesetzt, daß die einmal gekrümmten Partien sich nicht wieder gerade strecken. Eine solche Geradestreckung könnte eintreten, einerseits durch Autotropismus, andererseits durch entgegengesetzte geotropische Reizung nach Überschreiten der Inverslage. Dieser Ausgleich der erstmaligen Krümmung müßte hier jedoch in älteren Teilen des Epikotyls (bezw. der Koleoptile bei den Poaeoideen) erfolgen und es ist sehr gut möglich, daß diese älteren Partien dazu nicht mehr befähigt sind, weil sie einstweilen ihr Wachstum eingestellt haben. Da nun weder Fr. Darwin noch Massart Wachstumsmessungen an den überkrümmten Teilen vorgenommen haben, und falls das Wachstum in diesen Partien erloschen war, die Miehe-Jostsche Deutung der Versuche möglich ist, so hat weder Fr. Darwin noch Massart einen einwandfreien Beweis zugunsten der Spitzenperzeption erbracht. Dazu kommt, daß die Angaben Massarts über *Secale* und *Avena* den Angaben Darwins über *Phalaris* widersprechen. Bei den erstgenannten Pflanzen soll die Krümmung des basalen Teiles nach Überschreitung der Inverslage bald aufgehört haben, bei *Phalaris* dagegen soll die Krümmung nach Darwin bis zur Bildung einer Schlinge fortgeschritten sein. —

Miehes Einwände veranlaßten Fr. Darwin (08) die Frage nochmals aufzunehmen und mit neuen Methoden ihre Lösung zu versuchen. Zunächst mußte Darwin für *Sorghum*-Keimlinge zugeben, daß eine einmal eingegangene geotropische Krümmung durch eine darauffolgende entgegengesetzte nicht mehr ganz ausgeglichen werden kann. Versuche mit Keimlingen, deren Koleoptilen gewaltsam im rechten Winkel gebogen wurden, führten nicht zu klaren Ergebnissen. Dagegen ließ die Anwendung der Piccardschen Methode (Piccard 04, Haberlandt 08) zum ersten Male einen sicheren Schluß auf die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in Koleoptile und Epikotyl von *Sorghum* zu. Die Piccardsche Methode gestattet es bekanntlich, verschiedene Teile eines Pflanzenorganes gleichzeitig in entgegengesetzter Weise geotropisch (durch Zentrifugalkraft) zu reizen. Man kann dies erreichen, wenn man das betreffende Organ in schräger Lage an horizontaler Achse rasch rotiert und es so befestigt, daß ein bestimmter, zwischen Spitze und Basis gelegener Punkt zentriert wird. Die auf verschiedenen Seiten der Rotationsachse befindlichen Organteile werden dann entgegengesetzt gereizt und es muß zu Krümmungen im Sinne der Seite kommen, in welcher die höhere geotropische Erregung

herrscht. Diese wird im gegebenen Falle vor allem von der Empfindlichkeit des Pflanzenteils und der Reizintensität abhängen. Da letztere mit dem Abstande von der Rotationsachse zunimmt, so werden wir auf eine höhere Empfindlichkeit der einen Seite nur dann schließen dürfen, wenn die Krümmung im Sinne dieser Seite eintritt, obwohl ihr Abstand von der Rotationsachse geringer oder höchstens eben so groß ist als der der anderen Seite. Anderenfalls, wenn die Krümmung im Sinne der von der Achse sich weiter entfernenden Zone eintritt, kann ja dieses Verhalten ausschließlich durch die auf dieser Seite vorhandene größere Reizintensität bedingt werden.

Mit Hilfe der Piccardschen Methode hat bekanntlich Haberlandt (08) den sicheren Nachweis erbracht, daß in der Wurzel der Spitze eine weitaus höhere geotropische Empfindlichkeit zukommt als der Wachstumszone. Es war daher naheliegend, mit dieser erfolgversprechenden Methode auch die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit im Keimling der Gramineen zu prüfen. Darwin bettete *Sorghum*-Keimlinge mit ihren Koleoptilen in einen Gipsblock ein, der an der rotierenden Scheibe befestigt war. Die Pflanzen waren dabei um 45° gegen die Achse geneigt und es wurde die Grenzlinie zwischen Koleoptile und Epikotyl zentriert. Diese beiden Teile des Keimlings befanden sich also auf entgegengesetzten Seiten der Rotationsachse. Die Fliehkraftgröße wurde so gewählt, daß sie an der Spitze der Koleoptile 0,8—1,8 g betrug. Obwohl nun das Epikotyl länger war als die Koleoptile, trat bei allen von Darwin mit *Sorghum* angestellten Versuchen die Krümmung im Sinne der Koleoptile ein, das Epikotyl krümmte sich also entgegen der Richtung, die es auf Grund eigener Empfindlichkeit einschlagen müßte. Da Darwin überdies in überzeugender Weise klargelegt hat, daß die Krümmung des Epikotyls keine passive, durch die Fliehkraft direkt bewirkte sei, so war durch seinen Versuch der erste sichere Beweis dafür erbracht, daß die geotropische Empfindlichkeit ihren Sitz entweder ausschließlich, oder wenigstens der Hauptsache nach, in der Koleoptile habe, und daß die Krümmung im Epikotyl durch Reizleitung von der Koleoptile aus veranlaßt werde.

Dieser erste Nachweis ist bisher der einzige geblieben, und da er sich nur auf ein Versuchsobjekt (*Sorghum* sp.?) bezog, war eine Verallgemeinerung des Resultates kaum zulässig. Am ehesten waren noch Rückschlüsse auf das Verhalten der übrigen Paniceen

statthaft, über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit bei den Poaeoideen, die die Hauptmasse der Gramineen ausmachen, sagte Darwins Versuch nichts aus. Bei letzteren erfolgt ja Perzeption und Krümmung in demselben Organ, in der Koleptile. Auch war aus Darwins Versuch nicht zu entnehmen, ob die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile von *Sorghum* eine gleichmäßige sei oder nicht, es war also die Frage nach der Spitzenperzeption überhaupt von ihm nicht in Angriff genommen worden. Bei der hohen prinzipiellen Wichtigkeit dieser Frage schien es mir angezeigt, mit der ausgezeichneten Methode Piccards, die eine sichere, endgültige Lösung des Problems versprach, neue Versuche über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in Gramineenkeimlingen anzustellen. Die Resultate dieser Versuche seien im folgenden kurz mitgeteilt.

II. Methodik.

Zunächst sei einiges über die Versuchsmethodik und die Anzucht der Keimlinge vorausgeschickt. Die Untersuchung wurde teils im botanischen Institute zu Graz (Mai — Juli 1910), teils im botanischen Institute der Universität Berlin (April — Juli 1911) ausgeführt. In Graz benutzte ich den von H. Gasser für Haberlandt angefertigten Apparat und kann hier auf die detaillierte Beschreibung desselben durch Haberlandt (08) verweisen. Die Befestigung der Keimlinge an der rotierenden Korkplatte geschah mit Hilfe einer durch das Endosperm gestochenen Nadel und Gipsbrei. Auf genaue Zentrierung wurde die größte Sorgfalt verwendet, der Neigungswinkel (45°) wurde mit dem Winkelmaß, die Entfernungen mit Millimeterpapier gemessen. In Berlin ließ ich durch den Mechaniker M. Marx nach eigenen Angaben einen Apparat konstruieren, der es gestattete, die Versuchspflanzen in einfacher Weise rasch in der gewünschten Lage zu fixieren, und der infolge seiner festen und präzisen Konstruktion Störungen und Irrtümer ausschloß. Der in Fig. 1 in $^1/_3$ nat. Größe abgebildete Apparat besteht aus einer Scheibe von vernickeltem Gußeisen (Durchmesser 14 cm), die auf eine horizontale Achse des Rotationsapparates[1])

1) Das botan. Institut in Berlin besitzt einen neuen von M. Marx angefertigten Rotationsapparat, der durch einen $^1/_4$ HP-Elektromotor betrieben wird. Die Geschwindigkeit der in festen Eisenlagern laufenden Stahlachse konnte durch verschiedene Übersetzungen und einen Widerstand innerhalb weiter Grenzen variiert werden.

aufgeschraubt und an dieser mit einer Schraube fixiert werden kann. In das Ende der Rotationsachse wurde eine konische Stahlspitze eingesetzt und für deren genaue Zentrierung gesorgt. Auf der Scheibe ist ein gebogener Eisenarm angebracht, der an seinem Ende eine zylindrische Bohrung besitzt. Die Bohrung ist so ausgeführt, daß ihre ideale Achse die verlängert gedachte Rotationsachse schneidet und mit dieser einen Winkel von genau 45° (bezw. 135°) einschließt. Die Bohrung dient einem zylindrischen Metallstabe als Führung; in diesem Stabe sind zwei Rinnen angebracht,

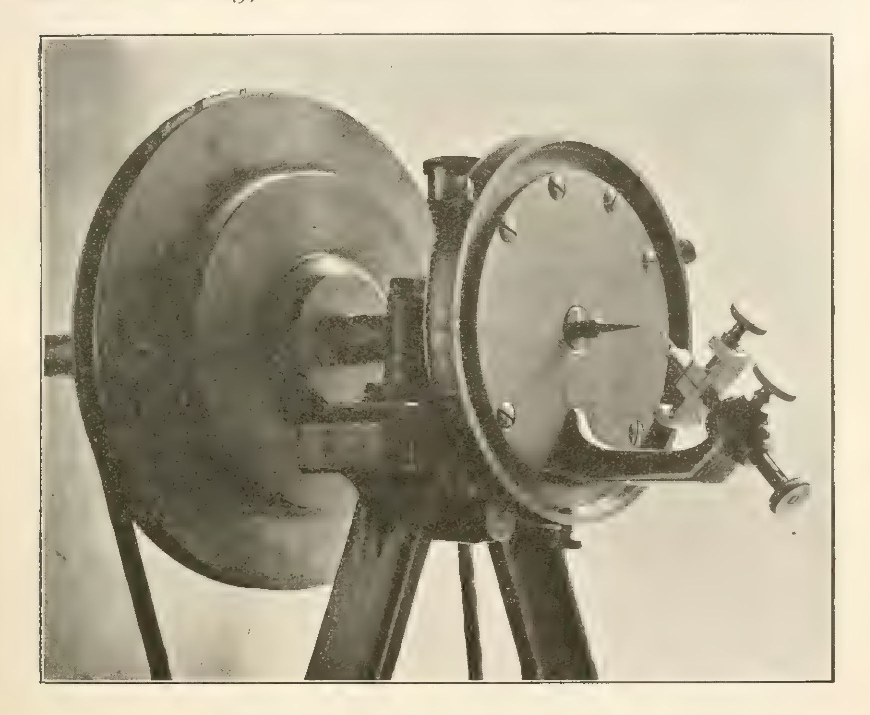


Fig. 1. Rotationsapparat für antagonistische Reizung durch Fliehkräfte. Ca. $^1/_3$ nat. Größe. Erklärung im Text.

die zueinander in rechtem Winkel stehen und an der Basis miteinander durch einen Einschnitt verbunden sind. Mit einer Stellschraube, die den Eisenarm durchsetzt und in die Rinnen des Stabes eingreift, kann dieser fixiert werden und zwar sowohl in der in der Abbildung angegebenen Lage (a), als auch in einer dazu senkrechten. Um letztere Stellung zu erreichen, muß der Metallstab soweit vorgeschoben werden, daß der die Rinnen verbindende Einschnitt unter die Stellschraube gelangt. Dann ist eine Drehung

um 90° möglich, die Stellschraube greift in die zweite Rinne ein und nunmehr kann der Stab in seiner neuen Stellung (b) wieder beliebig verschoben werden. Am Ende des beschriebenen Metallstabes befindet sich eine Klemme zur Befestigung des Keimlings. Diese Klemme besteht aus zwei Metallbacken, welche durch eine sie durchsetzende Schraube gegeneinander bewegt werden, was dadurch erreicht wird, daß die Schraube gegenläufige Windungen besitzt, die in der Mitte zusammentreffen. Die beiden Backen sind so aufgesetzt, daß, sobald sie aneinanderstoßen, ihre Trennungsebene mit einer durch die Rotationsachse gelegten Ebene zusammenfällt. Dies ist natürlich nicht in der abgebildeten Stellung a, sondern nach erfolgter Drehung des Stabes in der Stellung b der Fall. Auf der Rückseite der Scheibe ist exzentrisch ein hufeisenförmiges Gußeisenstück aufgeschraubt, das dem auf der Vorderseite befindlichen Eisenarm gegenüberliegt und dessen Übergewicht äquilibriert.

Über die Scheibe konnte schließlich eine vernickelte Hülse aus starkem Messingblech geschoben werden, die gut aufpaßte und mit drei Bajonettverschlüssen (mit Schrauben) befestigt war.

Der beschriebene Apparat hat folgende Vorzüge. Ein eingeklemmtes Objekt, z. B. ein mit dem Endosperm geklemmter *Avena*-Keimling befindet sich bei der Stellung b des Metallstabes genau in der Rotationsachsenebene. Der Keimling kann dabei in der Klammer so gedreht werden, daß er beliebige Winkel zur Achse bildet. Der stets verwendete Winkel 45° ist leicht zu bestimmen, da dann die Koleoptile parallel zum Metallstabe orientiert ist. Wird letzterer durch eine Drehung um 90° in die abgebildete Stellung a versetzt, so befindet sich ein geklemmter Keimling von vornherein in der Lage 45° und es ist nur mehr nötig, ihn in die Ebene der Rotationsachse einzustellen. Es wurden beide beschriebenen Stellungen verwendet, je nachdem sie sich für die einzelnen Objekte besser eigneten. Durch Verschiebung des Metallstabes in der Bohrung konnte die Länge der über die Achse hinausragenden Zone des Keimlings beliebig variiert werden und es konnten die gewünschten Abstände der Koleoptilenspitze von der Achse leicht und sehr genau erreicht werden. Die aufgesetzte Metallhülse schafft einen völlig dunklen und windstillen Raum und da die Hülse innen mit nassem Filterpapier ausgekleidet wurde, war auch für reichliche Luftfeuchtigkeit gesorgt.

Zur Untersuchung wurden verwendet: *Avena sativa* (Sorte „Kolumbus“ in Graz, Sorte „Ligowo-Riesen“ in Berlin), *Hordeum*

vulgare („Hanna“), *Phalaris canariensis*, *Setaria italica*[1]) und *Sorghum vulgare*. Die Anzucht der Keimlinge wurde derart vorgenommen, daß die auf nassem Filterpapier ausgelegten Früchte sofort nach dem Hervorbrechen der Koleorrhiza aufrecht in Glasgefäße mit nassem Sägemehl gesteckt und dann im Dunkelzimmer unter Glasglocken aufgestellt wurden. *Avena* wurde zum Teile, *Hordeum* stets ganz im Dunkeln erzogen, wogegen ein anderer Teil von *Avena* sowie *Phalaris*, *Setaria* und *Sorghum* bald ans Licht gebracht wurden und in gedämpftem diffusen Lichte auf horizontaler Klinostatenscheibe rotierten. Bei *Avena* geschah dies des Vergleiches halber, die andern drei Spezies müssen deshalb ans Licht gebracht werden, da sonst das Epikotyl eine allzurasche, die Koleoptile eine zu geringe Entwicklung erfährt. Zur Untersuchung wurden nur die besten, ganz geraden Keimlinge verwendet. — In der Regel vollführte die Achse ca. 1000 Umdrehungen in der Minute, die mittels Tourenzählers kontrolliert wurden. Vergleichende Versuche ergaben, daß das Verhalten der Keimlinge bei Umdrehungszahlen von 600—1200 pro Minute stets das gleiche ist. Geringe Schwankungen in der Umdrehungsgeschwindigkeit sind also belanglos. Die Messung der Längen von Koleoptile und Epikotyl, sowie des vorragenden Teiles der Koleoptile wurde mit Millimeterpapier vorgenommen. Die beiden ersten Daten wurden am Ende des Versuches nach Entfernung der Spelzen usw. vorgenommen. Die Länge des über die Achse vorragenden Teiles wurde bei meinen Versuchen in Graz direkt gemessen. Bei den in Berlin vorgenommenen Versuchen dagegen wurde der Abstand der Koleoptilenspitze von der idealen Rotationsachse gemessen und danach die Länge des vorragenden Teiles berechnet. Es geschah dies deshalb, weil diese Messung leicht sehr genau vorgenommen werden konnte und die Konstruktion des Apparates ein sehr genaues Einhalten der Neigungslage 45° gestattete. So waren durch die Berechnung entstehende Fehler nicht zu erwarten und einige zur Kontrolle ausgeführte Messungen an der Koleoptile selbst bestätigten diese Annahme. Es muß eben daran erinnert werden, daß präzise Messungen zweifellos notwendig sind, daß sie aber anderseits rasch vorgenommen werden müssen, da der Keimling vom Momente der Entnahme aus dem Kulturgefäß bis zum Beginne der Rotation tunlichst nicht einseitig

1) *Setaria italica* ist eine Unterart von *Setaria viridis* und daher im tropistischen Verhalten des Keimlings von dieser wohl nicht verschieden.

gereizt werden soll. Fixierung und Messung des Keimlings ist bei einiger Übung in wenigen Minuten beendet. Vorsichtshalber ließ ich meist noch den Keimling nach Drehung der Achse um 180° durch ebenso lange Zeit in entgegengesetzter Lage verweilen und dann erst die Rotation beginnen.

Die Rotation wurde dann solange fortgesetzt, bis eine deutliche Krümmung eingetreten war. Dies war bei *Avena, Hordeum* und *Phalaris* nach 40—60 Min., bei *Setaria* nach 60—90 Min., und bei *Sorghum* nach 90—120 Min. der Fall. Diese verschiedenen Zeiten sind zum Teile durch die Verschiedenheit der Temperatur, die während der Versuche herrschte, bedingt. Diese schwankte zwischen 18 und 24° C. Nach dem Eintritt einer deutlichen Krümmung wurde der Versuch meist abgebrochen. In einigen Fällen wurde die Rotation noch länger fortgesetzt, um das Fortschreiten der Krümmung zu beobachten. Manchmal wurden die Pflanzen zu diesem Zwecke auch abgenommen und am Klinostaten im Dunkeln an horizontaler Achse rotiert. Erwähnt sei, daß die Pflanzen außerordentlich gleichmäßig reagierten, daß nur in ganz vereinzelten Fällen eine Krümmung ausblieb und gleichfalls vereinzelt seitliche Krümmungen auftreten. Diese waren immer dadurch bedingt, daß sich der Keimling während der Rotation verschoben hatte, so daß er nicht mehr genau seiner ganzen Länge nach in der Achsenebene rotierte.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß ich die Keimlinge bei der Rotation nicht wie Darwin an der Spitze (invers), sondern an der Basis (normal) fixierte. Die Gründe, die mich dazu bestimmten, waren folgende. Bekanntlich kann die Grasfrucht bzw. ihr Endosperm verletzt werden, ohne daß dadurch das Gedeihen des Keimlings irgendwie beeinträchtigt wird. Ich konnte also durch Spießen oder Klemmen der Frucht den Keimling in ausgezeichneter Weise befestigen, ohne eine Schädigung desselben herbeizuführen. Eine Befestigung an der Koleoptile ist ganz ohne Schädigung — wozu ich auch das Einbetten in Gips rechne — nicht vorzunehmen. Ferner wird bei meiner Art der Befestigung vermieden, daß ein langer Teil des Keimlings frei über die Achse vorragt. Ist dies der Fall, so wird dieser Teil unvermeidlich durch die Zentrifugalkraft passiv gebogen werden, und zwar umsomehr, als ja das Ende dieses freien Teiles die Frucht trägt. Der einzige Nachteil meiner Befestigungsweise liegt darin, daß die interkalare Wachstumszone die Koleoptile (bei den Paniceen) beziehungsweise die Koleoptilen-

spitze (bei den Poaeoideen) während des Versuches etwas vorschiebt, so daß die Länge des über die Achse ragenden Stückes etwas zunimmt. Bei der relativ kurzen Versuchsdauer beträgt indes der Zuwachs nur Bruchteile eines Milimeters. Nur bei den etiolierten *Avena*- und *Hordeum*-Keimlingen war er etwas größer, überschritt aber auch nicht 0,5 mm. Dieses geringe Vorrücken, welches erst am Ende des Versuches in vollem Ausmaße vorhanden ist, also erst eintritt, wenn die Krümmungsrichtung schon bestimmt ist, konnte die Versuchsergebnisse in keiner Weise beeinflussen, was aus der Betrachtung der Versuche selbst am besten hervorgeht.

III. Die Versuchsergebnisse.

1. *Avena sativa.*

Zuerst seien die mit *Avena sativa* angestellten Versuche beschrieben. Solche wurden mit am Lichte gezogenen Keimlingen der Sorte „Kolumbus“ (in Graz) und mit etiolierten Pflanzen der Sorte „Ligowo-Riesen“ (in Berlin) ausgeführt. Die Befestigung der Pflanzen geschah in der eben angegebenen Weise. Die Länge des über die Achse vorragenden Spitzenteiles der Koleoptile betrug bei meinen Grazer Versuchen erst 1 dann 2, 3, 4, 5 mm, in einigen Fällen auch 7 – 12 mm. Bei den Berliner Versuchen wurde, wie erwähnt, der Abstand der Koleoptilenspitze von der idealen Rotationsachse bestimmt, und zwar wurden Abstände von 1, 2, 3, 4 und 5 mm gewählt, was bei 45° Neigung einer Länge des vorragenden Stückes von 1,4 beziehungsweise 2,8, 4,2, 5,6 und 7,0 mm entspricht. Die Versuchsresultate sind in Tab. I zusammengestellt. Zu dieser ist nur zu bemerken, daß die mit einem * bezeichneten Keimlinge am Lichte, die andern im Dunkeln gezogen waren. Ferner daß unter „Spitze“ stets der ganze über die Achse vorragende Teil der Koleoptile zu verstehen ist, der restliche Teil unter „Basis“. Ein + in der betreffenden Rubrik der Kolonnen 4 u. 5 zeigt an, in welchem Sinne die Krümmung erfolgte. „Krümmung im Sinne der Spitze“ heißt, daß für die Krümmung die Reizung bzw. Empfindlichkeit des vorragenden Teiles ausschlaggebend war: in diesem Falle erfolgt eine Krümmung **zur** Rotationsachse, da ja die Koleoptile ein negativ geotropisches Organ ist. „Krümmung im Sinne der „Basis“ drückt das entgegengesetzte Resultat aus, also die Krümmung **von** der Achse, auf Grund der Reizung bzw. Empfindlichkeit der unter der Achse befindlichen Partien (=„Basis“). Das hier Gesagte gilt auch für die folgenden Tabellen.

Tabelle I. *Avena sativa.*

1000 Umdrehungen in der Minute. Länge des Epikotyls überall 2—3 mm.

Nr.	Länge der Koleoptile in mm	Länge des vorragenden Spitzenteiles in mm	Krümmung im Sinne der Spitze	Krümmung im Sinne der Basis	Fliehkraft an der Spitze in g
1 *	14	1		+	0,77
2 *	17	1		+	0,77
3 *	15	1		—	0,77
4 *	17	1		+	0,77
5 *	18	1		+	0,77
6 *	19	1		+	0,77
7	22	1,4		+	1,1
8	26	1,4		+	1,1
9	20	1,4		+	1,1
10 *	22	2		—	1,5
11 *	18	2		+	1,5
12 *	16	2		—	1,5
13	20	2,8		—	2,2
14	27	2,8		+	2,2
15	32	2,8		+	2,2
16	19	2,8	—		2,2
17	17	2,8	+		2,2
18	18	2,8	—		2,2
19 *	17	3	+		2,3
20 *	20	3	+		2,3
21 *	19	4	+		3,1
22 *	17	4	—		3,1
23	29	4,2		+	3,3
24	23	4,2	+		3,3
25	30	4,2	+		3,3
26	20	4,2	+		3,3
27	22	4,2	+		3,3
28	21	4,2	—		3,3
29 *	23	5	+		3,8
30 *	20	5	+		3,8
31 *	12	5	+		3,8
32 *	20	5	+		3,8
33	19	5,6	+		4,4
34	35	5,6	+		4,4
35	20	5,6	+		4,4
36	30	5,6	+		4,4
37	22	7	+		5,4
38	31	7	+		5,4
39 *	19	7	+		5,4
40 *	31	8	—		6,2
41 *	20	8	+		6,2
42 *	23	9	+		6,9
43 *	21	12	+		9,3

Der Besprechung der Tabelle I sei jetzt nur noch vorausgeschickt, daß in ihr sämtliche angestellte Versuche verzeichnet sind bis auf zwei, in welchen es nach 1½ Stunden zu keiner Krümmung gekommen war, und einige wenige Fälle, in welchen seitliche Krümmungen auftraten. Endlich fehlen in ihr noch drei Versuche, bei welchen ausgesprochen S-förmige Krümmungen beobachtet wurden; von diesen wird noch später die Rede sein.

Bei Betrachtung der Tabelle fällt gleich ins Auge, daß stets (mit einer einzigen Ausnahme) Krümmung im Sinne der Spitze eintrat, wenn ein wenigstens 3 mm langer Teil derselben vorragte. Betrug die Länge des vorragenden Teiles nur 2,8 mm, so war das Resultat verschieden, die Hälfte der Pflanzen krümmte sich dann im Sinne der Spitze, die andere Hälfte im Sinne der Basis. Ragten endlich weniger als 2,8 mm vor, so erfolgte stets Krümmung im Sinne der Basis. Damit ist vor allem einwandfrei bewiesen, daß der Spitze der *Avena*-Koleoptilen eine bedeutend höhere geotropische Empfindlichkeit zukommt als den übrigen Teilen derselben. Die Spitze ist also auch viel empfindlicher als die Zone stärksten Wachstums. Denn nach Rotherts (96 S. 28) genauen Messungen finden wir „in zirka 2 cm hohen Kotyledonen das Maximum 6 – 10 mm unter der Spitze“, wogegen eine 3 mm lange Spitzenregion nur sehr wenig wächst. Gegen die Basis nimmt die Wachstumsfähigkeit ganz allmählich ab. Gerade die 3 mm lange Spitzenregion ist aber am stärksten empfindlich, denn sie gibt für den Sinn der Krümmung den Ausschlag, obwohl die Wachstumszone infolge ihrer größeren Entfernung von der Rotationsachse einem stärkeren Fliehkraftreiz unterliegt. Betrachten wir z. B. eine 2 cm lange Koleoptile, von der 3 mm über die Achse vorragen, so beträgt die Reizgröße (1000 Umdrehungen pro Min.) von der Achse bis zur Koleoptilenspitze 0—2,3 g, von der Achse bis zur Basis 0—13,9 g. In der Zone maximalen Wachstums beträgt die Fliehkraftgröße 4,6—7,7 g, also 2–3 mal so viel wie in der Spitze.

Der Ausfall der Versuche gestattet zunächst nur die Schlußfolgerung, daß die geotropische Erregung in dem ca. 2,8 mm langen Spitzenteil ungefähr ebenso groß ist als in der gesamten darunter befindlichen Zone, woraus sich, in Anbetracht der geringeren Reizintensität an der Spitze, deren größere Empfindlichkeit ableiten läßt. Genaueren Aufschluß gewährt der Versuch leider nicht, doch ist es möglich, solchen auf anderem Wege zu gewinnen. Wir

wollen vorerst kurz auf die Möglichkeiten hinweisen, die für die Verteilung der Empfindlichkeit vor allem in Betracht kommen. Soweit ich sehe, sind folgende drei Eventualitäten besonders ins Auge zu fassen. Erstens: eine 2,8 – 3 mm lange Zone ist hochgradig empfindlich, der übrige Teil ist gleichfalls empfindlich, aber in viel geringerem Maße. Ragt die ganze Zone stärkster Empfindlichkeit über die Achse vor, so ist sie für die Richtung der Krümmung maßgebend. Befindet sich dagegen ein Teil dieser Zone auf der entgegengesetzten Seite, so resultiert aus der Erregung dieses Stückes und der der tieferen Partien eine Gesamterregung, welche die Erregung des nunmehr über die Achse ragenden Stückes übertrifft. Dies kann umso eher eintreten, als ja mit der Länge des vorragenden Teiles auch die auf ihn wirkende Fliehkraftgröße abnimmt. Eine zweite Möglichkeit ist folgende: in einer $2 \times 2{,}8 = 5{,}6$ mm langen Spitzenregion herrscht gleich große Empfindlichkeit, die ganze restliche Zone ist vollkommen unempfindlich. Wie leicht einzusehen, muß dann, wenn die Hälfte des empfindlichen Teiles vorragt, eine Krümmung entweder ausbleiben — werden doch zwei gleich lange und gleich empfindliche Zonen gleich stark entgegengesetzt gereizt — oder es muß das Resultat unentschieden sein, d. h. die Koleoptile sich im Sinne der Seite krümmen, welche infolge eines kleinen Fehlers bei der Einstellung länger ist. Ein solches unentschiedenes Resultat wurde tatsächlich beobachtet, wenn 2,8 mm vorragten. Ist der über die Achse reichende Spitzenteil kleiner oder größer als 2,8 mm, so müßte — was ja auch der Fall war — eine Krümmung im Sinne des basiskopen bezw. akroskopen Teiles eintreten. — Als dritte Möglichkeit kommt jene in Betracht, die Haberlandt beim Piccardschen Versuch mit Wurzeln herangezogen hat: es könnte die Empfindlichkeit strenge auf eine kurze Zone lokalisiert sein, die bei *Avena* etwa 2,8 mm hinter der Spitze liegt; diese selbst und die Basis wären unempfindlich. Je nach der Lage dieser kurzen Zone über oder unter der Achse[1]) käme es dann zu Krümmungen zu der Achse oder von dieser weg. — Damit sind sicherlich nicht alle Möglichkeiten erschöpft, aber die angeführten sind wohl die nächstliegenden. — Daß die beiden letzteren Eventualitäten nicht zutreffen können, läßt sich leicht mit Hilfe von Dekapitierungsversuchen erweisen. Solche

1) Als „über der Achse gelegen" bezeichne ich, um einen kurzen Ausdruck zu gewinnen, stets jenes Spitzenstück, welches frei über die Achse ragt.

habe ich in größerer Anzahl mit etiolierten *Avena*-Koleoptilen vorgenommen. Diesen wurden verschieden große Partien mit einem scharfen Messer abgeschnitten und dann die Stumpfe in feuchtem dunklen Raume horizontal befestigt. Selbst nach Entfernung eines 18—20 mm langen Teiles trat noch starke geotropische Aufrichtung des basalen Stumpfes ein. Die geotropische Empfindlichkeit erstreckt sich also in der Koleoptile sicherlich sehr weit nach abwärts und es bleibt daher nur jene Möglichkeit bestehen, welche früher als erste geschildert wurde, daß die ganze Koleoptile geotropisch empfindlich ist (ausgenommen vielleicht ein ganz kurzes Stück an der Basis), daß aber die Empfindlichkeit in einer etwa 3 mm langen Spitzenzone bei weitem höher ist als im übrigen Teile. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, daß die höchstempfindliche Zone noch kürzer ist, sich noch mehr auf die Spitze beschränkt. Denn wir wissen, daß der Fliehkraftreiz, der die Basis trifft, ein bedeutend größerer ist als der auf die Spitze einwirkende; je näher nun die Spitze der Rotationsachse liegt, umsomehr verschiebt sich das Verhältnis der Reizintensitäten zugunsten der Basis und es ist möglich, daß es nur aus diesem Grunde zu einer Krümmung im Sinne der Basis kommt, wenn weniger als 2,8 mm vorragen. Wäre die Intensität des Reizes auf beiden Seiten gleich groß, so würde vielleicht schon eine kürzere Spitzenzone die Krümmungsrichtung bestimmen. — Was die unteren Teile der Koleoptilen betrifft, so können wir keine sicheren Anhaltspunkte dafür gewinnen, ob in ihnen eine gleichmäßige Verteilung der Empfindlichkeit vorliegt oder nicht. Einen gewissen Einblick gewähren immerhin die Dekapitierungsversuche, denen freilich aus bekannten Gründen strenge Beweiskraft nicht zukommt. Trotzdem halte ich folgendes für erwähnenswert. Trägt man eine Spitzenzone von 6 bis höchstens 8 mm ab, so erfolgt stets noch sehr starke geotropische Aufkrümmung des Stumpfes (70—90°). Ist die entfernte Partie aber länger, so wird der Krümmungswinkel plötzlich ein viel kleinerer; er beträgt dann nur mehr 30—55°. Das ist sehr auffallend, denn es ist schwer einzusehen, warum der Wundshock bei Entfernung eines 10 mm langen Teiles plötzlich um so viel größer werden sollte, als bei Entfernung einer 8 mm langen Zone, um dann beim Abschneiden eines noch längeren Stückes wieder annähernd gleich groß zu bleiben. Die Krümmungswinkel ändern sich nämlich nur wenig, wenn man 10 oder bis zu 18 mm entfernt. Das Verhalten der Koleoptilen bei der Dekapitierung läßt sich also durch den Wundshock allein

kaum erklären. Vielmehr macht es das übergangslose Auftreten geringer Krümmungswinkel nach Entfernung von mehr als 8 mm recht wahrscheinlich, daß auch unterhalb der Zone stärkster Empfindlichkeit keine gleichmäßige Verteilung der Sensibilität herrscht, sondern eine höchstens 5 mm lange Zone hier wieder empfindlicher ist als die Basis. Ich bemerke ausdrücklich, daß es sich hierbei im Gegensatze zu der unzweifelhaft erwiesen höheren Empfindlichkeit der Spitze nur um eine Wahrscheinlichkeit handelt. Denn es muß besonders auch daran erinnert werden, daß mit der Entfernung eines 10 mm langen Teiles die Hauptwachstumszone verloren geht.

Es sei nunmehr noch einiges über den Verlauf der Krümmung beim Rotationsversuche nachgetragen. Erfolgt die Krümmung im Sinne des vorragenden Teiles (zur Achse), so beginnt sie an der Spitze der Koleoptile und schreitet rasch nach abwärts zu fort. Wird die Rotation länger fortgesetzt, so stellt sich die Spitze in die Verlängerung der Rotationsachse ein, oder es kommt infolge Nachwirkung dazu, daß sie sich über die Achse krümmt, also auf die Seite der „Basis“ gelangt. Hier wird sie dann in einer der früheren entgegengesetzten Richtung gereizt und es ist zu erwarten, daß schließlich eine Rückkrümmung eintritt, umsomehr, als ja dann die „Basis“ im gleichen Sinne wirkt. Ich habe indessen die Rotation nie länger als 4 Stunden dauern lassen und in dieser Zeit ist eine solche Rückkrümmung nicht eingetreten. — Ragt nur ein kleiner Teil der Spitze vor und erfolgt die Krümmung im Sinne der Basis (von der Achse), so beginnt diese Krümmung nicht an der Spitze, sondern sie findet viel tiefer statt in einer etwa 10—15 mm unter der Spitze gelegenen Zone. Manchmal tritt in diesem Falle an der Spitze zunächst eine ganz geringe entgegengesetzte Krümmung auf, die oft nur in einer Schrägstellung der Koleoptilenspitze besteht und bald wieder zurückgeht. Es folgt daraus, wie aus den noch zu beschreibenden S-förmigen Krümmungen, daß Spitze und Basis getrennt und entgegengesetzt zu perzipieren und zu reagieren imstande sind und zwar zu gleicher Zeit. Ferner läßt sich mit Sicherheit daraus ableiten, daß nicht nur eine basipetale, sondern auch eine akropetale geotropische Reizleitung stattfindet. Denn nur mit Hilfe der letzteren ist es zu erklären, daß die einmal vorhandene leichte Spitzenkrümmung wieder zurückgeht. Davon abgesehen müssen wir eine akropetale Reizleitung schon deshalb annehmen, weil ja ohne eine

solche stets eine Krümmung der vorragenden Spitze zur Achse stattfinden müßte. Wäre die Spitze nicht durch Reizleitung von der Basis her beeinflußt, so müßte sie sich auch dann im Sinne ihrer eigenen Empfindlichkeit krümmen, wenn weniger als 2,8 mm vorragen, es müßte also zu S-förmigen Krümmungen kommen. Eine akropetale Reizleitung ist also sicher vorhanden, sie ist aber nicht imstande, die entgegengesetzte Erregung der Spitze soweit zu überwinden, daß sich die Spitze selbst im Sinne der zugeleiteten Erregung krümmt. Vielmehr kann letztere die Eigenerregung der Spitze (unter den gegebenen Verhältnissen) nur eben aufheben und nur die entgegengesetzte Krümmung verhindern; manchmal kann sie auch eine schon begonnene entgegengesetzte Krümmung wieder ausgleichen. Über die basipetale Reizleitung kann gleichfalls kein Zweifel bestehen: sie ergibt sich einerseits aus dem Fortschreiten der Spitzenkrümmung nach abwärts, im Falle die Krümmung „im Sinne der Spitze“ erfolgt, andererseits aus dem Ausbleiben einer entgegengesetzt gerichteten Krümmung der Basis im gleichen Falle. Ich habe im ganzen nur drei Fälle beobachtet, in welchen es zu S-förmigen Krümmungen kam, in welchen also die beiden entgegengesetzt gereizten Teile unabhängig voneinander reagierten. Da diese Fälle einiges theoretisches Interesse haben, seien sie kurz beschrieben. In dem einen Falle handelte es sich um eine besonders lange Koleoptile (Länge 35 mm), von der 5,6 mm vorragten. Nach 1-stündiger Rotation war eine deutliche Spitzenkrümmung zur Achse und in 14 mm Entfernung von der Spitze eine etwa ebenso starke Krümmung von der Achse vorhanden; ½ Stunde später war die S-förmige Krümmung verstärkt, es hatten also beide Bewegungen zugenommen. Nach einer weiteren Stunde dagegen hatte die Spitzenkrümmung die basale überwunden: letztere war fast ganz ausgeglichen. In den beiden anderen Fällen betrugen die Koleoptilenlängen 18 und 20 mm, die Spitzenteile 2 und 2,8 mm. Die Fixierung war also so erfolgt, daß — besonders im letzten Falle — bei der Rotation annähernd gleiche Erregungen auf beiden Seiten auftraten. Nur der letzte Fall wurde weiter verfolgt und zwar wurde der Keimling, nachdem nach 1-stündiger Rotation eine deutlich S-förmige Krümmung aufgetreten war, abgenommen und im Dunkeln an horizontaler Klinostatenachse rotiert. Es kam dabei alsbald zu einem Ausgleiche der Krümmungen — die Koleoptile streckte sich gerade. Daß dieser Ausgleich durch Autotropismus zustande gekommen sei, halte ich für sehr unwahrschein-

lich. Denn diese Art des Ausgleiches einer Krümmung verläuft ungleich langsamer. Ich vermute vielmehr, daß nach dem Aufhören der Reizung die einander entgegengesetzten Krümmungsbestrebungen sich durch Reizleitung kompensiert haben.

Auf die Frage, ob die Länge der höchstempfindlichen Zone von der Gesamtlänge der Koleoptile abhängig ist, kann ich nur beschränkte Antwort geben, da speziell darauf abzielende Versuche nicht angestellt wurden. Wie aus Tabelle I zu entnehmen ist, verhalten sich etwa 15—30 mm lange Koleoptilen gleichartig. Es ist also wohl die Länge der höchstempfindlichen Zone in ihnen annähernd eine gleiche, diese also ziemlich unabhängig von der Gesamtlänge der Koleoptile. Eine weitere Überlegung lehrt uns, daß auch die Gesamtempfindlichkeit der unteren Teile relativ unabhängig von der Koleoptilenlänge sein muß. Denn die Erregung eines annähernd gleich langen Spitzenstückes überwindet die Erregung der Basis, ob diese nun länger oder kürzer ist. Es ist dies zunächst auffallend, denn je länger die „Basis“, desto größer ist der auf sie einwirkende Fliehkraftreiz. Wir müssen also annehmen, daß die Länge der empfindlichen Zone bei verschiedener Koleoptilenlänge annähernd gleich bleibt, oder daß die Empfindlichkeit der unteren Teile um so geringer wird, je länger diese werden. — Einen gewissen Einfluß scheint indes die Länge der Koleoptile doch zu haben. Es ist zu beachten, daß, im Falle ein 2,8 mm langes Spitzenstück vorragte, sich die drei kürzeren Koleoptilen (Längen 17, 18 und 19 mm) im Sinne der Spitze, die drei längeren (20, 27 und 32 mm) im Sinne der Basis krümmten. Auch war die einzige Koleoptile, welche sich trotz eines vorragenden Teiles von 4,2 mm im Sinne der Basis krümmte, sehr lang, ebenso jene, die eine S-förmige Krümmung ausführte, obwohl 5,6 mm vorragten (Länge 35 mm). Es scheint also, daß in längeren Koleoptilen die Empfindlichkeit der Spitze etwas abnimmt oder sich auf eine etwas längere Zone verteilt, was wohl wahrscheinlicher ist. Nicht zutreffend ist wohl die Erklärungsmöglichkeit, daß die Empfindlichkeit der Basis zunimmt, dagegen darf nicht vergessen werden, daß, wie schon erwähnt, der Fliehkraftreiz die Basen längerer Koleoptilen in höherem Maße trifft, da sie sich ja weiter von der Rotationsachse entfernen. Vielleicht liegt hierin der alleinige Grund für das geschilderte Verhalten, das bei *Avena* nur wenig, bei *Phalaris* aber, wie wir hören werden, sehr auffallend ist.

Eine genaue Berechnung des Verhältnisses der Empfindlichkeiten von Spitze und Basis läßt sich auf Grund der uns bekannt gewordenen Tatsachen nicht ausführen. Doch können wir zu annähernd richtigen Zahlen auf folgendem Wege gelangen. Wir wissen, daß die geotropische Erregung von Spitze und Basis annähernd gleich groß ist, wenn eine 2,8 mm lange Spitzenzone vorragt. Die Erregung jeder Seite hängt — da die Reizungsdauer und Neigungslage beiderseits gleich ist[1]) — von ihrer Empfindlichkeit und der Reizintensität ab. Die Intensität des Reizes beträgt bei meinen Versuchen für das vorragende Stück 0—2,2 g, die mittlere Reizgröße also 1,1 g. Wie die Dekapitationsversuche zeigten, ist ferner mindestens eine 20 mm lange Zone der Koleoptile geotropisch empfindlich. Die Länge der reizbaren Zone unter der Achse beträgt also mindestens 20—2,8 = 17,2 mm und diese Zone unterliegt einem Fliehkraftreiz von 0—13,4 g, im Mittel also 6,7 g. Da nun die Empfindlichkeiten im gegebenen Falle den Reizgrößen umgekehrt proportional sind, so ergibt sich, daß die mittlere Empfindlichkeit der 2,8 mm langen Spitze wenigstens ca. 6 mal so groß ist als die des übrigen Teiles der Koleoptile.

Vergleichen wir schließlich die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit bei *Avena* mit der von Rothert (96) ermittelten Verteilung der heliotropischen Sensibilität, so ergeben sich auffallende Übereinstimmungen. Wie beim Geotropismus, so ist es auch beim Heliotropismus ein ca. 3 mm langes Stück der Spitze, welches die höchste Empfindlichkeit aufweist (Rothert, S. 49). In beiden Fällen können Spitze und Basis unter Umständen getrennt und entgegengesetzt reagieren; ferner kann eine Reizung der Spitze eine entgegengesetzte Erregung oder Krümmung des Unterteils durch basipetale Reizleitung überwinden. Die für den geotropischen Reiz nachweisbare akropetale Reizleitung konnte Rothert (S. 62/63) beim Heliotropismus nicht beobachten. Ich halte es indes für sehr wahrscheinlich, daß auch eine akropetale heliotropische Reizleitung existiert, und daß sie nur bei der etwas gewaltsamen Versuchsanstellung Rotherts nicht zum Ausdrucke kommen konnte.

2. *Hordeum vulgare* und *Phalaris canariensis*.

Der Piccardsche Rotationsversuch wurde außer mit *Avena* auch mit Keimlingen von *Hordeum* und *Phalaris* vorgenommen

---

1) Die Neigungslage der „Spitze" ist — 45°, die der „Basis" + 45°. Nach dem Sinusgesetze herrscht in beiden Lagen unter sonst gleichen Umständen gleiche Erregung.

und zwar hauptsächlich deshalb, um Anhaltspunkte dafür zu gewinnen, inwieweit die für *Avena* gefundenen Resultate verallgemeinert werden dürfen. Die Ergebnisse der Versuche sind in den folgenden Tabellen verzeichnet.

Tabelle II. *Hordeum vulgare.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Nr.	Länge der Koleoptile mm	Länge des vorragenden Teils d. Koleoptile mm	Krümmung im Sinne der Spitze	Krümmung im Sinne der Basis	Fliehkraft an der Spitze der Koleoptile g
1	30	2,8		+	2,2
2	28	2,8		+	2,2
3	25	2,8		+	2,2
4	29	2,8		+	2,2
5	22	4,2	+		3,3
6	32	4,2		+	3,3
7	34	5,6	+		4,4
8	34	5,6	+		4,4
9	28	5,6	+		4,4

Tabelle III. *Phalaris canariensis.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Nr.	Länge des Epikotyls mm	Länge der Koleoptile mm	Länge des vorragenden Koleoptilenteils mm	Krümmung im Sinne der Spitze	Krümmung im Sinne der Basis	Fliehkraft an der Spitze der Koleoptile g
1	4	27	2,8		+	2,2
2	3	20	2,8		+	2,2
3	8	18	4,2	+		3,3
4	6	20	4,2		+	3,3
5	8	22	4,2		+	3,3
6	7	20	4,2	+		3,3
7	8	20	5,6	+		4,4
8	7	22	5,6	+		4,4

Wir wollen zunächst das Verhalten der Gerstenkeimlinge besprechen. Erwähnt sei nochmals, daß es sich um etiolierte Pflanzen handelte, die auf dem neuen Rotationsapparate bei einer Neigung von 45° auf ihr Verhalten geprüft wurden. Aus der Tabelle II ist zu entnehmen, daß sich die Koleoptilen der Gerste im

Prinzipe ebenso verhalten wie die des Hafers, daß also auch bei diesem Objekte die geotropische Empfindlichkeit der Spitze eine bedeutend höhere ist als die der unteren Teile. Doch ist die höchstempfindliche Zone länger wie bei *Avena*. Ragt nämlich ein 2,8 mm langes Stück der Spitze über die Achse vor, so erfolgt stets noch Krümmung im Sinne der Basis. Erst wenn der vorragende Teil die Länge von 4,2 mm erreicht, ist das Resultat ein unentschiedenes, erst dann treten die ersten Krümmungen im Sinne der Spitze auf. Auch eine in der Tabelle nicht verzeichnete S-förmige Krümmung wurde bei dieser Länge der „Spitze" beobachtet; die Rotation wurde in diesem Falle fortgesetzt und es trat schließlich ein Überwiegen der von der Spitze nach abwärts geleiteten Erregung ein, so daß die basale Krümmung („von der Achse") zurückging und einer entgegengesetzten Krümmung Platz machte. Ragte ein 5,6 mm langer Teil der Spitze vor, so erfolgte stets Krümmung im Sinne dieses Teiles. Die Gesamtlänge der Koleoptile war — innerhalb der bei meinen Versuchen vorkommenden Grenzen — für das Endresultat belanglos.

Natürlich kommen für das Verhalten von *Hordeum* alle jene Erklärungsmöglichkeiten in Betracht, die bei *Avena* ausführlich erörtert wurden. Es mußten daher auch mit diesem Objekte Dekapitierungsversuche angestellt werden, welche ergaben, daß nach Entfernung eines 20 mm langen apikalen Teiles der basale Stumpf noch zu starker Aufkrümmung (bis 50°) befähigt ist. Es reicht also die geotropische Empfindlichkeit in der Koleoptile weit nach abwärts und es werden beim Rotationsversuche die basalen empfindlichen Zonen durch einen viel höheren Fliehkraftreiz erregt werden als die apikalen. Da letztere nichtsdestoweniger den Ausschlag geben, sobald 4—5 mm vorragen, so müssen sie erheblich empfindlicher sein. Wir können also sagen, daß eine 4—5 mm lange Spitzenzone für den Schwerereiz am empfindlichsten ist.

Phalaris canariensis verhält sich wie *Hordeum*. Auch hier ist die Krümmungsrichtung unbestimmt, wenn eine 4,2 mm lange Zone vorragt. Da ferner Dekapitierungsversuche das Vorhandensein geotropischer Empfindlichkeit bis fast zur Basis der Koleoptile mit Sicherheit erkennen ließen, so folgt wie bei *Hordeum*, daß eine 4—5 mm lange Spitzenzone hochgradig empfindlich ist. Das in der Tabelle verzeichnete Verhalten der Koleoptilen gilt aber nur für die angegebenen Gesamtlängen derselben. Versuche, die mit einer 7 und einer 11 mm langen Koleoptile angestellt

wurden, ergaben eine Krümmung im Sinne der Spitze, obwohl nur ein 2,8 mm langes Stück derselben vorragte. Es scheint sich also hier die Zone höchster Empfindlichkeit mit zunehmender Koleoptilenlänge zu verlängern, doch können auch, wie früher für *Avena* ausgeführt wurde, andere Gründe für das geschilderte Verhalten maßgebend sein. — Die Länge des Epikotyls scheint für das Verhalten der Pflanzen belanglos zu sein. Auch ist es nach Entfernung der Koleoptile nicht zu geotropischer Krümmung befähigt. Geotropische Empfindlichkeit kommt dem Epikotyl also anscheinend nicht zu.

3. *Setaria italica.*

Wir haben im Vorhergehenden die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile einiger Poaeoideen kennen gelernt und wollen jetzt unsere Aufmerksamkeit den Paniceen zuwenden. Mein Versuchsobjekt war zunächst *Setaria italica.* Die am Lichte gezogenen Keimlinge wurden auf dem Apparate des Grazer Institutes der Rotation unterworfen. Erstlich handelte es sich darum, festzustellen, ob die von Darwin für *Sorghum* festgestellte Tatsache, daß für die Krümmungsrichtung stets die Empfindlichkeit der Koleoptile ausschlaggebend sei, auch für *Setaria* gelte.

Tabelle IV. *Setaria italica.*

1000 Umdrehungen in der Minute. Die ideale Verlängerung der Rotationsachse schneidet die Grenze zwischen Koleoptile und Epikotyl.

Nr.	Längen in mm		Krümmung im Sinne		Fliehkraftgröße in g	
	des Epikotyls	der Koleoptile	des Epikotyls	der Koleoptile	a. d. Basis des Epikotyls	a. d. Spitze der Koleoptile
1	7	6		+	5,4	4,6
2	11	6		+	8,5	4,6
3	10	7		+	7,7	5,4
4	14	7		+	10,8	5,4
5	16	8		+	12,3	6,2
6	3	6		+	2,3	4,6
7	8	6		+	6,2	4,6
8	11	6		+	8,5	4,6
9	10	5		+	7,7	3,8
10	10	7		+	7,7	5,4

Wie aus der Tabelle IV hervorgeht, ist dies tatsächlich der Fall. Wurden Keimlinge so befestigt, daß die Trennungs-

linie zwischen Koleoptile und Epikotyl zentriert war, so erfolgte stets eine Krümmung zu der Achse, also eine Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit der Koleoptile. Die Krümmung findet dabei entweder sofort im Epikotyl statt, oder macht sich — wenn die Koleoptile noch wachstumsfähig ist — erstlich in dieser bemerkbar und kommt erst später im Epikotyl zum Ausdruck. Die Länge des Epikotyls hat gar keinen Einfluß auf das Versuchsresultat. Sie schwankte bei meinen Versuchen sehr stark, von 3—16 mm, ohne daß sich die betreffenden Pflanzen verschieden verhalten hätten. Es spricht dies sehr dafür, daß dem Epikotyl keine oder wenigstens keine nennenswerten geotropische Empfindlichkeit innewohnt. Denn ein langes Epikotyl wird von viel stärkerem Fliehkraftreiz getroffen als ein kurzes, und so müßte man bei vorhandener Empfindlichkeit ein verschiedenes Verhalten der beiden erwarten[1]). Versuche, in welchen Epikotyle nach Abschneiden der Koleoptile horizontal in feuchtem dunklen Raume exponiert wurden, ergaben kein positives Resultat. Wohl war manchmal nach 48 Stunden eine Aufkrümmung der äußersten Epikotylspitze zu beobachten, in einzelnen Fällen war diese aber nach abwärts gewendet, so daß Zweifel darüber bestehen, ob die erstgenannten Krümmungen geotropische waren. War ein nur 0,5 mm langer Teil der Koleoptile erhalten geblieben, so erfolgte dagegen eine zweifellos geotropische Krümmung. Das beweist uns schon, daß die Koleoptile bis zur Basis empfindlich ist. Durch weitere Versuche, deren Resultate in Tabelle V verzeichnet sind, trachtete ich dann, genaueren Aufschluß über die Verteilung der Sensibilität in der Koleoptile zu erhalten. Diese Tabelle zeigt zunächst wenig Regelmäßigkeit. Denn es trat wohl dann, wenn eine sehr kurze Zone vorragte (1—2,5 mm), meist Krümmung im Sinne der Basis ein, und beim Vorragen eines längeren Stückes in der Mehrzahl der Fälle die entgegengesetzte Bewegung — doch sind auch sehr viele Ausnahmen zu verzeichnen. Anders liegen die Verhältnisse aber, wenn wir nicht die absoluten Längen der vorragenden Spitzenteile betrachten, sondern die relativen Längen dieser Teile mit Bezug auf die Gesamtlänge der Koleoptilen. Diese relativen Längen sind in der Tabelle in Prozenten der Gesamt-Koleoptilenlänge ausgedrückt und in der weiteren Tabelle VI übersichtlich zusammengefaßt. Wir ersehen aus ihr, daß, solange weniger als

1) Außer wenn nur ein kurzes Spitzenstück des Epikotyls empfindlich ist.

Tabelle V. *Setaria italica.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Nr.	Länge in mm		Länge des vorrag. Teils der Koleoptile		Krümmung im Sinne der		Fliehkraftgröße in g	
	des Epikotyls	der Koleoptile	in mm	in %	Spitze	Basis	a. d. Spitze d. Koleopt.	a. d. Basis d. Koleopt.
1	12	4	1	25		+	0,7	2,3
2	3	5	1,5	30		+	1,1	2,7
3	7	6	2	33		+	1,5	3,1
4	10	7	2	28		+	1,5	3,8
5	7	5	2	40		+	1,5	2,3
6	17	4	2	50	+		1,5	1,5
7	17	5	2	40		+	1,5	2,3
8	11	6	2	33		+	1,5	3,1
9	17	5	2,5	50	+		1,9	1,9
10	5	7	2,5	35		+	1,9	3,5
11	3	4,5	3	66	+		2,3	1,1
12	4	5	3	60	+		2,3	1,5
13	13	6	3	50	+		2,3	2,3
14	10	6	3	50		+	2,3	2,3
15	10	5	3	60		+	2,3	1,5
16	8	6	3	50		+	2,3	2,3
17	10	7	3,5	50	+		2,7	2,7
18	9	7	3,5	50		+	2,7	2,7
19	16	7	3,5	50	+		2,7	2,7
20	10	7	3,5	50		+	2,7	2,7
21	13	7	4	57		+	3,1	2,3
22	6	5	4	80		+	3,1	0,7
23	12	6	4	66	+		3,1	1,5
24	10	6	4	66	+		3,1	1,5
25	13	8	4	50	+		3,1	3,1
26	14	7	4	57		+	3,1	2,3
27	12	6	4	66	+		3,1	1,5
28	12	6	4	66	+		3,1	1,5
29	8	6	4,5	70	+		3,5	1,1
30	10	7	5	71		+	3,8	1,5
31	15	7	6	85	+		4,6	0,3

Tabelle VI. *Setaria italica.*

1000 Umdrehungen in der Minute.

Länge des vorragenden Teiles der Koleoptile in % ihrer Gesamtlänge	Zahl der Versuche	Krümmung im Sinne der Spitze	Krümmung im Sinne der Basis
25—40	8	0	8
50	10	6	4
57—85	13	8	5
100	10	10	0

die Hälfte der Koleoptile vorragt. stets Krümmung im Sinne der Basis eintritt, wenn genau die Hälfte vorragt, das Resultat unentschieden ist und wenn mehr als die Hälfte über die Achse reicht, in der Regel Krümmung im Sinne der Spitze erfolgt. Dies spricht — wenn wir zunächst von einer eventuellen Empfindlichkeit des Epikotyls absehen — für eine sehr gleichmäßige Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile. Die Krümmung erfolgt mit wenigen Ausnahmen (5 unter 21 Versuchen) im Sinne der längeren Zone, also im Sinne der Partie, welche einem stärkeren Fliehkraftreiz unterliegt. Wirkt die Fliehkraft beim Vorragen der halben Koleoptile auf beide Seiten gleich stark ein, so ist das Resultat unentschieden, somit keine der beiden Hälften durch besondere Empfindlichkeit ausgezeichnet. Auffallen müssen immerhin die 5 Ausnahmen, die unter den 13 Fällen auftraten, in welchen der vorragende Teil der längere war; es trat in diesen 5 Fällen, wie erwähnt, trotzdem Krümmung im Sinne der Basis ein. Wir wollen diese Ausnahmen jetzt näher betrachten. In drei von diesen Versuchen (Nr. 15, 21 und 26) betrug die Längendifferenz der beiden Koleoptilenteile nur 1 mm; wären also die Koleptilen nur um 0,5 mm weiter zurückgerückt gewesen, so hätte die Verlängerung der Rotationsachse genau die Mitte der Koleoptile getroffen. Ich habe nun allerdings getrachtet, die Messung nach der Einstellung so genau wie möglich vorzunehmen, aber kleine Fehler sind unvermeidlich und auch eine geringfügige Verschiebung der Pflanze war bei der Rotation mit dem Grazer Apparat, bei welchem die Befestigung mit Nadeln und Gips erfolgte, vielleicht nicht ganz ausgeschlossen[1]). Ich möchte daher diesen drei Fällen größere Bedeutung nicht beimessen. Immerhin bleiben noch zwei Fälle übrig, in welchen die Krümmung im Sinne des basalen Teiles erfolgte, obwohl dieser zweifellos der kürzere war. Wie man sich dieses abweichende Verhalten der beiden Pflanzen zu erklären hat, muß dahingestellt bleiben. Zunächst hat es ja den Anschein, als wäre hier die Basis empfindlicher gewesen als die Spitze — und eine solche Ausnahme ist sicherlich möglich, wohl aber nicht sehr wahrscheinlich. Es ist aber auch daran zu denken, ob nicht doch eine, wenn auch im allgemeinen sehr geringe, so in einzelnen Fällen doch nicht ganz bedeutungslose Be-

1) Eine Kontrolle am Ende des Versuches ist wegen der eingetretenen Krümmung nicht gut möglich.

einflussung des Resultates durch eine Empfindlichkeit des Epikotyls vorliegt. Daß dessen Spitze zu Krümmungen, die vielleicht geotropische sind, befähigt ist, wurde ja schon besprochen. Keinesfalls können diese wenigen Ausnahmen das Gesamtresultat der Versuche nennenswert beeinflussen, welches kurz gefaßt lautet: Die geotropische Empfindlichkeit ist ganz oder wenigstens vorwiegend auf die Koleoptile beschränkt und in dieser gleichmäßig verteilt.

Über den Krümmungsverlauf ist nur weniges zu sagen. Erwähnt wurde bereits, daß je nachdem die Koleoptile noch wachstumsfähig war oder nicht, die Krümmung erst in ihr und dann im Epikotyl oder gleich in letzterem zum Ausdruck kam. Erfolgte die Krümmung von der Achse, also im Sinne der Basis, so trat häufig an noch nicht ausgewachsenen Koleoptilen eine leichte Schrägstellung der Spitze gegen die Achse zu auf, die bald wieder zurückging und niemals weiter fortschritt. Es können also auch hier beide Teile zunächst getrennt perzipieren, bis durch akro- oder basipetale Reizleitung ein Überwiegen der einen oder anderen Erregung eintritt.

Vergleichen wir wieder die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile von *Setaria* mit der Verteilung der heliotropischen nach Rothert (96), so ergibt sich anscheinend eine Verschiedenheit, da Rothert angibt, daß auch bei diesem Objekte der Spitze der Koleoptile höhere Empfindlichkeit zukomme als dem Unterteile; es muß aber bemerkt werden, daß die Versuche, die Rothert zu diesem Schlusse führten, nicht beweisend sind. Er verdunkelte das obere Drittel oder höchstens die obere Hälfte der Koleoptilen mit Stanniolkappen und fand, daß diese Pflanzen sich in gleicher Zeit weniger krümmten als unbedeckte Kontrollpflanzen. Das beweist, wie Rothert selbst zugibt, eine höhere Empfindlichkeit der Spitze nur dann, wenn „die Länge der beleuchteten Strecke, bei gleich großer Empfindlichkeit, ohne Einfluß auf die erreichte Neigung ist“ (Rothert, 96, S. 79). Diese Annahme ist aber — trotz einiger Beobachtungen Rotherts an *Avena*-Koleoptilen — bisher noch unbewiesen, und daher auch die erhöhte heliotropische Empfindlichkeit der Koleoptilenspitze von *Setaria*. Ein genauer Vergleich der Empfindlichkeitsverteilungen läßt sich also heute noch nicht durchführen. Nur das eine ist sicher, daß sich die geotropische Empfindlichkeit wie die heliotropische so gut wie ausschließlich auf die Koleoptile beschränkt.

4. *Sorghum vulgare.*

Bei der prinzipiellen Verschiedenheit, die sich bezüglich der Verteilung der Empfindlichkeit für *Setaria* und die Poaeoideen ergeben hatte, schien es angezeigt, noch das Verhalten einer weiteren Panicee zu prüfen. Ich wählte *Sorghum vulgare*, also jenes Objekt, mit dem vermutlich auch Fr. Darwin gearbeitet hatte. Die erst im Dunkeln, dann am Lichte rotierend gezogenen Keimlinge wurden auf dem neuen Piccardschen Apparat gereizt. Die Resultate der Versuche sind in nachstehender Tabelle verzeichnet.

Tabelle VII. *Sorghum vulgare.*
1000 Umdrehungen in der Minute

Nr.	Länge in mm		Länge des vorragenden Teils der Koleoptile		Krümmung im Sinne	
	des Epikotyls	der Koleoptile	in mm	in %	der Spitze	der Basis
1	22	4	1,4	35		+
2	35	7	2,8	40		+
3	20	8,5	2,8	33		+
4	—	8,5	2,8	33		+
5	20	8,5	4,2	49	+	
6	17	10	4,2	42	+	
7	28	10	4,2	42	+	
8	30	10	5	50	+	
9	19	8,5	5,6	66	+	
10	30	8,5	5,6	66	+	
11	26	7	5,6	80	+	
12	17	4	4	100	+	
13	22	9	9	100	+	

Zunächst wurden zwei Versuche angestellt, bei welchen eben die ganze Koleoptile vorragte, und es resultierte eine Krümmung im Sinne der Koleoptile, obwohl diese nur 4 bezw. 9 mm lang war, gegenüber einer Epikotyllänge von 17 bezw. 22 mm. Trotz eines viel geringeren Reizes gibt also die Koleoptile für die Krümmungsrichtung den Ausschlag, woraus ihre weit überwiegende — wenn nicht ausschließliche — geotropische Empfindlichkeit mit Sicherheit folgt. Somit war zunächst Darwins Beobachtung bestätigt und es galt nun die weitere Verteilung der Empfindlichkeit in der Koleoptile klarzulegen. Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, zeigt *Sorghum* eine Verteilung, die sich mehr der von *Avena* als der von

Setaria nähert. Es ist nämlich sicher die Spitze empfindlicher als die Basis, denn sie gibt auch dann schon den Ausschlag, wenn weniger als die Hälfte der Koleoptile (4,2 mm bezw. 42 %) vorragt. Da, im Falle nur 2,8 mm über die Achse ragten, noch Krümmung im Sinne der allerdings beträchtlich stärker gereizten Basis eintrat, so wird man die Länge der empfindlichsten Zone auf etwa 3,5 mm veranschlagen können. — Freilich ist der Unterschied zwischen der Empfindlichkeit der Spitze und der der unteren Teile nicht annähernd so groß wie bei den Poaeoideen. Bei *Avena* überwindet ja eine schwach gereizte 3 mm lange Zone das entgegengesetzte Krümmungsbestreben einer sehr langen und dementsprechend stark gereizten Partie, wogegen bei *Sorghum* eine 4 mm lange Spitzenzone nur das Krümmungsbestreben einer ca. 6 mm langen und daher nur wenig stärker gereizten Zone überwindet. Insofern ist also der Unterschied zwischen *Sorghum* und *Setaria* kein so großer. Dem Epikotyl dürfte auch hier kein oder wenigstens kein nennenswerter Einfluß zukommen. Allerdings zeigen Epikotyle nach Entfernung der Koleoptile an der Spitze ähnliche Krümmungen, wie sie für *Setaria* beschrieben wurden, und es sind hier diese Krümmungen deutlicher ausgeprägt; aber auch hier kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, daß es sich um geotropische Krümmungen handelt; dagegen vollführt das Epikotyl energische Krümmungen, wenn nur eine kurze Partie der Koleoptile erhalten bleibt. — Nach Rothert (S. 76) ist bei *Sorghum* vor allem die Koleoptile, aber sicher auch das Epikotyl heliotropisch empfindlich.

Bezüglich des Krümmungsverlaufes und der Reizleitung gilt das für *Setaria* Gesagte.

IV. Die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit und die Statolithentheorie.

Nachdem es auf experimentellem Wege gelungen war, eine auffällige Lokalisierung geotropischer Sensibilität in der Koleoptilenspitze verschiedener Gräser festzustellen, war es natürlich von hohem Interesse, die Verteilung der Stärke, und zwar vor allem von umlagerungsfähiger Stärke in den Koleoptilen kennen zu lernen. Es mußten sich daraus wichtige Argumente für oder gegen die Statolithentheorie ergeben. — Über die Verteilung der Stärke in den Geweben der Koleoptile liegen bereits einige Angaben von Němec

(01) vor. Dieser konstatierte bei *Panicum miliaceum*, *Setaria viridis* und *Avena sativa* „in der Spitze der Koleoptile ungewöhnlich reiche spezifisch schwerere Stärkekörner und zwar im ganzen Grundparenchym“. In seiner Figur 18, die auch in Josts „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ (S. 529) wiedergegeben ist, hat Němec diese Verhältnisse für *Panicum miliaceum* dargestellt. „Die solche Zellen enthaltende Partie“, äußert sich Němec weiter, „ist bei einer 2 cm langen Plumula von *Panicum* 1,5—2 mm lang, bei älteren Keimpflanzen (Plumula 6—7 cm) 4,5—7 mm. Unter dieser Partie lassen sich noch solche Zellen in der Stärkescheide der beiden Gefäßbündel sehen, die gegen die Basis allmählich stärkeärmer werden, so daß sie nie bis zur Koleoptileninsertion reichen“. Für *Avena sativa* gibt Němec an, „daß bei dieser Art diese Partie (Plumula 2,5 cm) etwa 2,5 mm lang, bei älteren Keimlingen (Plumula 5 cm) länger (etwa 6 mm) ist“. Für *Setaria* werden genauere Daten nicht angeführt. Wie bekannt, hat Němec bereits dieses Vorkommen beweglicher Stärke in der Koleoptilenspitze mit der damals allerdings noch unbewiesenen Spitzenperzeption in Zusammenhang gebracht. Wir wollen nunmehr betrachten, inwieweit die Stärkeverteilung bei meinen Objekten mit den Befunden Němecs übereinstimmt und ob sich aus ihr Schlüsse für oder gegen die Statolithentheorie ziehen lassen.

Vorausgeschickt seien noch folgende Bemerkungen. Untersucht wurden sowohl ein Teil der rotierten Objekte, als auch aufrecht gezogene Pflanzen; der Stärkenachweis erfolgte nach Fixierung der Koleoptilen in 96 % Alkohol mittels einer wässerigen Jodjodkaliumlösung. Die Stärkeverteilung läßt sich an längsgespaltenen Koleoptilen nach Entfernen der Laubblätter sehr gut beobachten, besonders nach kurzer Vorbehandlung mit Eau de Javelle. Es wurden aber auch Schnitte in größerer Anzahl untersucht.

Zunächst konnte ich bei *Avena* das Vorkommen umlagerungsfähiger Stärke in der Spitze bestätigen. Bis auf die Epidermen und die Gefäßbündel enthalten hier alle Zellen in großer Menge grobkörnige Stärke, die beim Piccardschen Versuch vollständig verlagert wird. Die genaue Länge dieser Zone anzugeben ist nicht ganz leicht, da sie nach abwärts zu nicht scharf abgegrenzt ist, sondern allmählich in das stärkearme oder stärkefreie Parenchym übergeht. Doch ist an etwa 15—25 mm langen Koleoptilen stets zu beobachten, daß die ersten 2,5—3 mm von der Spitze gerechnet allein reichliche und durchaus umlagerungsfähige Stärkekörner ent-

halten, was ja auch von Němec konstatiert wurde. Es folgen dann noch weitere 2—3 mm, die in größerer Menge Stärke führen, doch wird diese hier feinkörniger und ist nur noch in wenigen Zellen umlagerungsfähig; schließlich hört der Stärkegehalt im Parenchym ganz oder fast ganz auf. Die Stärkescheiden, welche die beiden Gefäßbündel allseits umschließen, enthalten reichlich großkörnige, durchaus umlagerungsfähige Stärke. Diese beginnt am apikalen Ende der Gefäßbündel und reicht verschieden weit nach abwärts, manchmal, besonders an jüngeren Koleoptilen bis zur Basis. Schließlich findet sich in geringer Menge umlagerungsfähige Stärke auch an der Koleoptileninsertion in der Umgebung des Stammscheitels. An längeren Koleoptilen konnte ich wie Němec eine Längenzunahme der stärkeführenden Spitzenzone beobachten. Die längsten von mir untersuchten Koleoptilen (3—4 cm) enthielten umlagerungsfähige Stärke in einer ca. 3,5 mm langen Zone und eine etwa ebensolange Partie wies geringeren Stärkegehalt auf.

Vergleichen wir nunmehr die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit mit der Stärkeverteilung, so ergibt sich eine höchst auffallende Übereinstimmung: Wir waren früher zu dem Schlusse gekommen, daß einer ca. 3 mm langen Spitzenzone die höchste geotropische Empfindlichkeit zukommt. Eben diese Zone und nur diese führt in allen Zellen des Grundgewebes typische Statolithenstärke. Die in viel geringerem Maße empfindlichen unteren Teile enthalten solche nur in den Zellen der Stärkescheide. Es stimmt also die Verteilung der Statolithenstärke mit der der geotropischen Empfindlichkeit in ausgezeichneter Weise überein und ich erblicke darin ein neues wichtiges Argument zu gunsten der Statolithentheorie. Auf Grund der Dekapitierungsversuche hatte es sich ferner als recht wahrscheinlich erwiesen, daß unterhalb der höchstempfindlichen Spitzenzone noch weitere 3—5 mm empfindlicher seien als die Basis — es ist dies jene Zone, welche, wie wir eben hörten, gleichfalls Stärke, doch keine typische Statolithenstärke enthält. Auch hier liegt also Übereinstimmung vor, der indessen größere Bedeutung schon deshalb nicht zugemessen werden kann, weil der Beweis für die höhere Empfindlichkeit dieser Zone kein exakter ist.

Anschließend möchte ich noch einige Spezialfälle schildern, bei deren Untersuchung es darauf ankam zu erfahren, wie die Stärkeverteilung in bestimmten Koleoptilen übereinstimme mit dem Verhalten dieser Individuen beim Piccardschen Versuch. Wir wollen

zuerst Nr. 23 der Tabelle I betrachten. In diesem Falle trat ausnahmsweise Krümmung im Sinne der Basis ein, obwohl 4,2 mm vorragten. Die Länge der Statolithenstärke führenden Spitzenregion betrug 3 mm; die Stärkescheiden waren bis zur Basis mit Statolithenstärke reich gefüllt! Dies bedeutet für eine Koleoptilenlänge von 29 mm eine vollkommene Ausnahme. Betrachten wir z. B. Nr. 25; hier trat bei annähernd gleichlanger Koleoptile (30 mm) als ebenfalls 4,2 mm vorragten, Krümmung im Sinne der Spitze ein. Die Stärkescheiden enthielten nur in einer ca. 18 mm langen Zone Stärke, die restliche 12 mm lange basale Partie war frei von Stärke. An der Koleoptilenspitze betrug die Länge der umlagerungsfähige Stärke führenden Zone 3 mm. Bei Nr. 24 war diese Partie 2,5 mm lang, die Stärkescheiden waren an der Basis ähnlich wie im vorhergehenden Falle stärkefrei. — Auch aus diesen Befunden lassen sich Schlüsse zugunsten der Statolithentheorie ziehen; ob die angegebenen Übereinstimmungen sich in jedem Falle ergeben hätten, muß natürlich dahingestellt bleiben. Weiter ausnützen läßt sich diese Methode deshalb nicht gut, weil ja nur Ausnahmen wie Nr. 23 verglichen mit der Regel brauchbares Material liefern. Solche Ausnahmen traten aber weiter nicht auf.

Wir kommen nunmehr zu der Stärkeverteilung in der Koleoptile der Gerste. Die folgenden Angaben gelten für 25—35 mm lange Koleoptilen. Im allgemeinen sind diese wesentlich stärkereicher als die Keimblattscheiden des Hafers. Mit Ausnahme der Epidermen und der Gefäßbündel enthalten alle Zellen — bis auf eine wenige mm lange Zone der Basis — Stärkekörner. In einer 4—5 mm langen Spitzenzone findet sich grobkörnige durchwegs umlagerungsfähige Stärke, die die genannten Eigenschaften um so auffälliger zeigt, je mehr wir uns der äußersten Spitze nähern[1]. Hier ist der Stärkegehalt ein ganz enormer. In einzelnen Zellen ist Umlagerungsfähigkeit der Stärke noch bis etwa 8 mm hinter der Spitze zu beobachten. Die große Mehrzahl enthält aber 4—5 mm von der Spitze entfernt ungleichmäßig verteilte feinkörnige Stärke. Nur die Parenchymscheiden, welche die beiden Gefäßbündel umkleiden, führen grobkörnige Stärke mit ausgesprochener Verlagerung bis fast zur Basis der Koleoptile. Bemerkt sei noch, daß der Größenunterschied zwischen verlagerungsfähiger und regellos verteilter Stärke ein sehr auffallender ist. — Die vorstehenden Angaben beziehen

---

1) Dies gilt übrigens auch für *Avena*, *Phalaris* und *Sorghum*.

sich — wie bei *Avena* — zunächst auf etiolierte Keimlinge, doch zeigten Keimlinge, die am Lichte gezogen worden waren, gegenüber diesen keinen Unterschied.

Wie bei *Avena* herrscht also auch hier beste Übereinstimmung zwischen der Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit und Anordnung der Statolithenstärke. Wir hatten ja erfahren, daß beim Vorragen einer 4,2 mm langen Spitze die ersten Krümmungen im Sinne der Spitze erfolgen und die Zone, in welcher Statolithenstärke nicht nur in den Gefäßbündelscheiden, sondern auch im ganzen Parenchym auftritt, beträgt 4—5 mm!

Bei *Phalaris canariensis* ist die Stärkeverteilung eine ganz ähnliche wie bei den bisher besprochenen Objekten. Doch ist die äußerste Spitze frei von Stärke. Hier finden sich in einer ca. 0,2 mm langen Zone langgestreckte ziemlich derbwandige Zellen, die wohl die Aufgabe haben, die spatelförmige Spitze zu festigen und in ihrer Funktion als Bohrorgan beim Durchdringen des Erdreichs zu unterstützen. Unmittelbar darauf folgen wieder Zellen mit Statolithenstärke. Die Länge dieser Zone beträgt an 20—25 mm langen Koleoptilen 3—4 mm; es folgen dann weitere stärkeführende Parenchymzellen mit feinerer Stärke, die allmählich abnimmt, und nicht mehr verlagert ist. Ungefähr 5—6 mm hinter der Spitze ist dann nur mehr sehr wenig Stärke im Parenchym vorhanden. Die Stärkescheiden der Gefäßbündel enthalten bis weit nach abwärts große umlagerungsfähige Stärkekörner. An der Koleoptileninsertion befindet sich auch hier wie bei *Avena* und, was nachträglich bemerkt sei, auch bei *Hordeum* eine sehr kurze Zone mit reichlicher zum Teile umlagerungsfähiger Stärke. Das Epikotyl besitzt solche nur an der Spitze in der Umgebung des Gefäßbündels; doch ist sie hier feiner als in den Stärkescheiden der Koleoptile. Sonst ist das Epikotyl sehr arm an Stärke.

Interessant war es natürlich, die Stärkeverteilung in jungen noch kurzen Koleoptilen zu prüfen. Diese krümmten sich, wie wir hörten, schon dann im Sinne der Spitze, wenn ein nur 2,8 mm langer Teil derselben vorragte, wogegen eine derartige Krümmung an älteren Keimlingen erst dann eintritt, wenn 4,2 mm vorragen. Die Länge der Statolithenstärke führenden Spitzenzone ist nun tatsächlich an 10—15 mm langen Koleoptilen eine wesentlich geringere: sie beträgt nur 2—3 mm, also um 1—2 mm weniger als in 20—25 mm langen Koleoptilen. So sehen wir also, daß auch bei *Phalaris* eine ganz auffällige Übereinstimmung zwischen der Loka-

lisierung von Empfindlichkeit und Statolithenstärke besteht.

Wir kommen nunmehr noch zu den untersuchten Paniceen. Bei diesen war es natürlich von hohem Interesse zu erfahren, ob das verschiedene Verhalten von *Setaria* und *Sorghum* auch anatomisch in der Art der Stärkeverteilung zum Ausdrucke kommt. Dies ist tatsächlich, wie aus dem folgenden zu ersehen ist, der Fall. Bei *Setaria* enthält die ganze Koleoptile[1]) Stärke bis auf die äußerste Spitze, die ähnlich wie bei *Phalaris* aus Zellen besteht, die wohl mechanischen Zwecken dienen. Im übrigen Teile enthalten — abgesehen von den Epidermen — alle Parenchymzellen Stärke, die bei einzelnen Individuen bis zur äußersten Basis einseitig gelagert ist; bei anderen ist im untersten Teile der Koleoptile die einseitige Lagerung weniger deutlich ausgeprägt oder beschränkt sich hier auf einzelne Zellen oder Zellzüge. Diese basale Zone ist dann aber nicht länger als 0,25 bis höchstens 1 mm. Die Verteilung der gesamten Stärke ist dabei in der ganzen Koleoptile eine sehr gleichmäßige, eine Bevorzugung der Spitze, wie sie Němec auch für *Setaria* angibt, konnte ich nie beobachten. Vielmehr ist der Unterschied zwischen *Setaria* und den bereits beschriebenen Poaeoideen ein sehr auffallender. Die Stärkescheiden enthalten bis zur äußersten Basis typische Statolithenstärke. Diese findet sich ferner auch hier in der Umgebung der Vegetationsspitze. Das in seinem apikalen Teile sehr stärkereiche Epikotyl enthält gleichfalls in der Stärkescheide umlagerungsfähige Stärke in einer je nach dem Alter des Epikotyls kürzeren oder längeren Zone. Indessen ist die Verlagerung nicht so auffällig wie in der Koleoptile. Alle übrige Stärke des Epikotyls ist feinkörnig und unregelmäßig verteilt.

Die Stärkeverteilung in der Koleoptile von *Sorghum* ist eine ganz andere; sie stimmt nämlich mit der der Poaeoideen völlig überein. Eine 3—4 mm lange Spitzenzone enthält in allen Parenchymzellen sehr reichlich typische, ausnahmslos verlagerte Statolithenstärke. Dann folgt, und zwar hier fast übergangslos, eine kurze Partie (2—3 mm), die noch in etwas größerer Menge Stärke enthält, die aber viel feinkörniger und nicht einseitig gelagert ist. Die restliche basale Zone weist sehr wenig Stärke auf. Die Stärke-

---

1) Die Angaben beziehen sich auf Koleoptilen, wie sie für die Versuche verwendet wurden. Länge 5—8 mm.

scheiden sind bis zur Basis mit Statolithenstärke gefüllt. An der Koleoptileninsertion und im Epikotyl herrschen analoge Verhältnisse wie bei *Setaria*. Die vorstehenden Angaben beziehen sich wieder auf Koleoptilen, wie sie zu den Versuchen meist verwendet wurden (Länge 6—9 mm). Andere wurden nicht geprüft. Auch bei diesem Objekte findet sich also die Hauptmasse der Statolithenstärke an jener Stelle, welche die höchste geotropische Empfindlichkeit zeigt: wir hörten ja, daß beim Vorragen einer 4,2 mm langen Spitzenzone stets eine Krümmung im Sinne dieser eintritt und daß die Länge der überall Statolithenstärke führenden Partie 3—4 mm beträgt. Besonders wichtig für die Statolithentheorie ist, daß der verschiedenen Verteilung der Empfindlichkeit bei *Setaria* und *Sorghum* auch eine dementsprechend verschiedene Verteilung der Statolithenstärke entspricht.

Ich halte alle diese Übereinstimmungen, vor allem die letztangeführte, für wichtige Argumente zugunsten der Statolithentheorie. Natürlich ist auch damit der langgesuchte „einwandfreie“ Beweis für die Statolithentheorie nicht erbracht. Doch ist es höchst auffallend, daß in der Wurzel — wie in der Koleoptilenspitze, in welchen allein bisher streng lokalisierte geotropische Empfindlichkeit nachgewiesen werden konnte, lokale Anhäufungen umlagerungsfähiger Stärke sich finden, wie sie sonst in den Pflanzen kaum vorkommen.

V. Die biologische Bedeutung der Spitzenempfindlichkeit.

Zum Schlusse sei noch kurz auf die biologische Bedeutung der hohen Empfindlichkeit der Koleoptilenspitze eingegangen. Die Koleoptilen haben zweifellos die Aufgabe, das Erdreich zu durchbohren und dabei die Blattanlagen bezw. die Vegetationsspitze ohne Schädigung ans Licht zu bringen. Es ist klar, daß dieser Zweck am leichtesten dann erreicht werden kann, wenn die Krümmung an der Spitze beginnt, wenn diese erst senkrecht gestellt und dann durch das interkalare Wachstum weitergeschoben wird. Dieses Beginnen der Krümmung an der Spitze wird aber am ehesten eintreten, wenn diese selbst hochgradig geotropisch empfindlich ist, und zwar umsomehr, als sie ja nur geringes Wachstum zeigt. Es ist ferner daran zu erinnern, daß bei der Keimung im Erdboden die Koleoptile leicht daran verhindert werden kann, sich sofort geotropisch aufzurichten, so etwa dann, wenn die Frucht unter einem Steine lag. Hat in einem solchen Falle die Spitze das

Hindernis passiert, so wird sie sich infolge ihrer hohen Eigenempfindlichkeit senkrecht aufrichten und keine nennenswerte Überkrümmung erfahren. Eine solche müßte aber eintreten, wenn die höchste Empfindlichkeit nicht in der Spitze, sondern in der im gegebenen Falle horizontal fixierten Wachstumszone lokalisiert wäre; diese verweilt ja in der Reizlage. Daraus folgt, daß die Lokalisierung der geotropischen Höchstempfindlichkeit in der Koleoptilenspitze das beste Mittel ist, um diese unter allen Umständen rasch und auf kürzestem Wege ans Licht zu führen. Letzteres ist deshalb sehr wichtig, weil die Koleoptile nur beschränkte Wachstumsfähigkeit besitzt und das erste Laubblatt, das unbedingt ans Licht gelangen muß, nicht befähigt ist, das Erdreich zu durchdringen.

Bei den Paniceen bleibt die Koleoptile, solange sie sich im Erdreich (im Dunkeln) befindet, sehr kurz und wachstumsfähig. Infolge ihrer Kürze ist eine so ausgesprochene Spitzenperzeption wie bei den Poaeoideen nicht notwendig. Die ganze Koleoptile stellt hier gewissermaßen die „Spitze" dar und das Epikotyl entspricht biologisch dem Unterteile der Koleoptile bei den Poaeoideen. Die mehr minder ausschließliche Lokalisierung der geotropischen Empfindlichkeit in der kurzen Koleoptile hat daher dieselbe biologische Bedeutung wie die Lokalisierung der Sensibilität in der Koleoptilenspitze der Poaeoideen.

VI. Zusammenfassung.

Über die wichtigsten Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung gibt nachstehende Zusammenfassung Auskunft.

1. Die Frage, ob in den Koleoptilen der Gramineen die geotropische Empfindlichkeit gleichmäßig verteilt sei, oder ob eine Lokalisierung derselben in der Koleoptilenspitze vorliege, war bisher unentschieden.

2. Die einzige Methode, welche eine sichere Entscheidung in dieser Frage herbeizuführen gestattet, ist die von Piccard zur Prüfung der Empfindlichkeitsverteilung in Wurzeln eingeführte. Diese Methode ermöglicht eine gleichzeitige und entgegengesetzte Reizung zweier Teile eines Organes durch Fliehkräfte. Mit ihrer Hilfe hat Fr. Darwin nachgewiesen, daß bei *Sorghum* die geotropische Empfindlichkeit der Koleoptile die des Epikotyls weit überwiege.

3. Ich selbst habe mit gleicher Methode die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in den Koleoptilen von *Avena sativa*, *Hordeum vulgare* und *Phalaris canariensis*, sowie in den Koleoptilen und Epikotylen von *Setaria italica* und *Sorghum vulgare* geprüft.

4. Bei *Avena*, *Hordeum* und *Phalaris* ist eine kurze Spitzenzone weitaus empfindlicher als die unteren Teile der Koleoptile, welchen aber gleichfalls geotropische Empfindlichkeit zukommt.

5. Die Länge der höchstempfindlichen Höhe beträgt bei *Avena* ca. 3, bei *Hordeum* und *Phalaris* 4—5 mm. Dies gilt für Koleoptilen mittlerer Länge. In sehr kurzen (jungen) Koleoptilen ist die Länge dieser Zone bei *Phalaris* sicher geringer.

6. Bei den Paniceen ist eine so ausgesprochene Spitzenempfindlichkeit nicht vorhanden. Bei *Sorghum* ist noch die apikale Koleoptilenhälfte ausgesprochen empfindlicher als die basale. Bei *Setaria* dagegen sind beide Hälften annähernd gleich empfindlich.

7. Dem Epikotyl scheint geotropische Empfindlichkeit, wenn überhaupt, so nur in geringem Maße innezuwohnen. Bestimmend für die Krümmungsrichtung ist stets nur die Koleoptile.

8. Dies beweist, da die Krümmung hauptsächlich im Epikotyl vor sich geht, die Reizleitung von der Koleoptile in das Epikotyl.

9. In den Koleoptilen aller untersuchten Gräser findet zweifellos sowohl basipetale als auch akropetale Reizleitung statt.

10. In allen Koleoptilen, die eine Lokalisierung geotropischer Höchstempfindlichkeit in der Spitze zeigen (*Avena*, *Hordeum*, *Phalaris*, *Sorghum*) findet sich ebenda umlagerungsfähige Stärke in allen Zellen bis auf die Epidermen und Gefäßbündel. Die solche Stärke führende Zone ist ebensolang, wie die Zone höchster Empfindlichkeit.

11. Die beiden Gefäßbündel der Koleoptilen sind von Stärkescheiden umschlossen, welche bis weit nach abwärts oder bis zur Basis umlagerungsfähige Stärke enthalten.

12. Bei *Setaria* enthalten fast alle Zellen der Koleoptile (bis auf Epidermen und Gefäßbündel) umlagerungsfähige Stärke.

13. Die in den Punkten 10—12 angeführten Tatsachen sprechen in hohem Maße zugunsten der Statolithentheorie.

14. Die biologische Bedeutung der Spitzenperzeption erblicke ich darin, daß sie das beste Mittel darstellt, um die Koleoptilenspitze rasch und auf kürzestem Wege aus dem Erdboden ans Tageslicht zu führen.

Berlin, Botanisches Institut der Kgl. Universität, Juli 1911.

Literatur-Verzeichnis.

Czapek, Fr. (98), Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, S. 175.

Darwin, Ch. und Fr. (81), Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsche Ausgabe von J. V. Carus, Stuttgart 1881.

Darwin, Fr. (99), On Geotropism and the Localization of the Sensitive Region. Annals of Botany, Vol. XIII, Dez. 1899.

— (08), On the Localization of Geoperzeption in the Cotyledon of *Sorghum*. Wiesner, Festschrift, Wien 1908.

Haberlandt, G. (08), Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 575.

Jost, L. (03), Referat über Darwin (02) und Massart (02) in Botan. Zeitung, 61. Jahrg., 1903, S. 23 der II. Abt.

Massart, J. (02), Sur l'Irritabilité des Plantes Supérieures. Mémoires couronnés etc. publiés par l'Académie royale de Belgique, Bruxelles 1902.

Miehe, H. (02), Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902, S. 527.

Němec, B. (01), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 80.

Piccard, A. (04), Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904, S. 94.

Rothert, W. (96), Über Heliotropismus. Cohns Beiträge der Biologie der Pflanzen, Bd. VII, 1896, S. 1.

Untersuchungen
über
die Physiologie eisenspeichernder Hyphomyceten.

Von

Rudolf Lieske.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

Bei meinen Untersuchungen über das Vorkommen der Eisenbakterien in der Natur fiel mir wiederholt in eisenhaltigen Gewässern eine üppige Vegetation von Pilzhyphen auf. Ähnliche Pilzhyphen beobachtete ich oft in Rohkulturen von Eisenbakterien. Die einzelnen Pilzfäden gaben mit Ferrocyankalium und Salzsäure behandelt ähnlich wie die Eisenbakterien eine starke Eisenreaktion, zuweilen zeigten sie sogar eine beträchtliche Inkrustation mit Eisenoxydhydrat.

Da die untersuchten Gewässer meist einen sehr geringen Gehalt an organischer Substanz aufwiesen, war in ihnen die üppige Pilzvegetation außerordentlich auffällig, zumal die Zahl anderer Mikroorganismen verhältnismäßig klein war. — Ich machte es daher zu meiner Aufgabe, die Ursachen dieser Erscheinung näher zu untersuchen.

Die in der Natur in eisenhaltigen Wässern vorkommenden Pilzarten, deren Hyphen eine Eiseninkrustation erkennen lassen. oder die eine deutliche Eisenreaktion geben, bezeichne ich in nachstehender Arbeit als „Eisenpilze“.

Das Vorkommen der Eisenpilze in der Natur.

Über das Vorkommen von eisenspeichernden Pilzen habe ich in der mir vorliegenden Literatur nur beiläufige Andeutungen gefunden [vergl. Peklo (1) und Adler (1)]. Adler gibt an, daß

er eiseninkrustierte Pilzhyphen in einer ganzen Anzahl von medizinisch verwerteten Eisenwässern gefunden hat.

Zum ersten Male und am auffälligsten bemerkte ich das Auftreten der Eisenpilze in einer stark eisenhaltigen Quelle in der Nähe des Völkerschlachtendenkmals bei Leipzig. Die Quelle befindet sich auf freiem Felde und fließt durch einen ungefähr 50 cm breiten Graben ab. Der Boden des Grabens ist mehrere Zentimeter hoch mit einer rostbraunen Masse bedeckt, die, wie die mikroskopische Untersuchung ergibt, aus mechanisch ausgefallenem Eisenoxydhydrat und zum großen Teile aus einem dichten Gewirr von Pilzhyphen besteht. An hervorragenden Steinen, Holzstückchen, ins Wasser ragenden Grashalmen usw. sieht man im Wasser in großer Zahl mehrere Zentimeter lange flutende Zotten von rostbrauner Farbe, die fast ganz aus Pilzhyphen bestehen.

In geringerer Menge fand ich Eisenpilze in einer großen Anzahl von mir untersuchter Eisenwässer. Eigentümlich ist, daß ich in Eisenwässern, die größere Massen von Eisenbakterien (z. B. Spirophyllum oder Leptothrix) enthielten, Eisenpilze nur sehr spärlich oder gar nicht gefunden habe.

Herstellung von Reinkulturen.

Bei genauer mikroskopischer Betrachtung der Pilzhyphen bemerkte ich, daß bei weitem die Hauptmasse anscheinend einer Art angehörte, daneben konnte ich vereinzelt einige andere Formen feststellen. Ich bemühte mich nun, die Pilze in Reinkultur zu erhalten. Die Versuche mißglückten zunächst, da in den Kulturen immer eine bestimmte Art säurefester Bakterien auftrat. Schließlich gelang die Reinkultur sehr leicht in einer Nährlösung, die neben den üblichen Salzen 0,5 % $Fe SO_4$ enthielt. Füllt man mit dieser Nährlösung Glaskolben ungefähr 5 mm hoch und gibt eine kleine Flocke von den Pilzhyphen hinein, so wachsen die Pilze sehr bald an die Oberfläche und bilden Conidien, aus denen man ohne weiteres Reinkulturen herstellen kann.

Mehr als 0,5 % $Fe SO_4$ zuzugeben, ist nicht ratsam, da zwar dann die Eisenpilze noch ebenso gut wachsen, aber weniger leicht Conidien bilden. Für viele im Wasser vorkommende, nicht eisenspeichernde Pilzarten wirkt das Eisensulfat in dieser Konzentration zwar nicht abtötend, aber doch so stark hemmend auf das Wachstum, daß man die Eisenpilze ohne jede Schwierigkeit isolieren kann.

Es gelang mir auf diese Weise drei Pilze zu isolieren, einen Citromyces und zwei Mucor-ähnliche Arten. Bei einigen Bemühungen dürfte es aber leicht gelingen, noch eine ganze Reihe anderer Eisenpilze zu finden.

Die isolierte Citromyces-Art ist außerordentlich verbreitet, ich konnte sie in fast allen Eisenquellen finden. Die anderen Formen treten nur seltener und in weit geringerer Menge auf. Da sich außerdem zeigte, daß der Citromyces sich für physiologische Versuche besser eignete, weil er besser wuchs und auf Nährlösungen gute Decken bildete, wurde diese Art allein für die im folgenden beschriebenen Versuche verwendet. Mit den anderen Arten nachträglich angestellte Versuche ergaben, daß sie ähnliche physiologische Eigenschaften besitzen.

Die Nährlösung hatte in allen zunächst beschriebenen Versuchen folgende Zusammensetzung:

500 g H_2O dest.
25 g Rohrzucker
2,5 g NH_4Cl
0,25 g $MgSO_4$
0,25 g KH_2PO_4

Nur Abweichungen von dieser Zusammensetzung und besondere Zusätze sind bei jedem einzelnen Versuch angegeben.

Die Lösung enthält einen relativ großen Prozentsatz von Nährsalzen, und zwar deshalb, weil die Gewichte der getrockneten Ernte von 100 ccm Nährlösung oft über 2 g betrugen, und die hohe Konzentration, wie Versuche ergaben, in keiner Weise nachteilig war.

Je 100 ccm der Nährlösung wurde in flache, möglichst gleich große Glaskolben von 10 cm Durchmesser gegeben. Die Nährlösung hatte also eine geringe Tiefe, aber eine große Oberfläche. Die Kolben wurden mit Watte verschlossen und im Dampfsterilisator sterilisiert. Enthält die Nährlösung Eisen zugesetzt, so fällt hierbei stets ein Niederschlag von phosphorsaurem Eisen aus, der sich aber beim Wachstum des Pilzes durch die gebildete organische Säure wieder löst. Nach dem Impfen wurden die Kulturen im Wärmezimmer auf einer Temperatur von 25° Celsius gehalten. Die Versuchsdauer betrug, wo nicht anders angegeben, immer 10 Tage.

Hierauf wurde die Pilzdecke abgehoben und sorgfältig auf einem vorher getrockneten und abgewogenem Filter mit destillertem

Wasser ausgewaschen und dann bei ungefähr 105° getrocknet. Nach dem Erkalten im Exsiccator wurde das Trockengewicht der Pilzdecke festgestellt. Die für das Trockengewicht angegebene Zahl ist meist das Mittel aus zwei oder drei Vergleichskulturen.

Im ganzen Verlaufe dieser Arbeit habe ich nie eine wesentliche Differenz der Erntegewichte gleich angesetzter und unter gleichen äußeren Bedingungen gehaltener Kulturen feststellen können. [Vergl. hierzu Kunstmann (1), bei dem die Abweichungen das 2 bis 5fache des Trockengewichtes erreichten].

Citromyces siderophilus. n. spec.

Der Pilz, mit dem die folgenden Versuche angestellt worden sind, ist wegen seiner morphologischen und physiologischen Eigenschaften als eine *Citromyces*-Art anzusehen. Er ist morphologisch von *C. Pfefferianus* schwer zu unterscheiden, besitzt aber wesentlich andere physiologische Eigenschaften. Für Aufklärungen über die systematische Stellung des Pilzes bin ich Herrn Prof. P. Magnus-Berlin zu Dank verpflichtet.

Im Folgenden gebe ich eine Beschreibung der charakteristischen Merkmale des Pilzes, den ich wegen seiner Fähigkeit, Eisen zu speichern *Citromyces siderophilus* nenne. In der Natur findet er sich in eisenhaltigen Wässern, bildet hier auf dem Boden oder an hervorragenden Gegenständen festgeheftete, mehrere Zentimeter lange, flutende Zotten von rostbrauner Farbe. Die Hyphen sind stets im Wasser untergetaucht und haben einen Durchmesser von ungefähr 3 μ. Die einzelnen Pilzfäden sind meist mit einer dicken, die Stärke des Fadens oft übertreffenden Eisenkruste überzogen, aber auch wenn eine Eiseninkrustation nicht direkt zu erkennen ist, geben sie eine deutliche Eisenreaktion. Irgend welche Fruktifikationsorgane habe ich an natürlichem Material nicht feststellen können.

In Nährlösung mit 5 % Rohrzucker und den üblichen anorganischen Salzen kultiviert zeigt der Pilz ein wesentlich anderes Aussehen. Das Mycel bildet an der Oberfläche eine feste zusammenhängende Decke von schneeweißer Farbe. Nach einigen Tagen treten Conidien auf, die Decke erhält hierdurch eine grüne Farbe, die nach mehreren Wochen in Grau übergeht. Am Ende der unverzweigten Conidienträger, die manchmal bei älteren, auf festem Substrat gewachsenen Kulturen, wie bei *C. Pfefferianus* und *C. glaber* blasig verdickt sind, befindet sich eine geringe Anzahl,

meist 4—8 Sterigmen, die eine lange Reihe von Conidien abschnüren. Der Durchmesser der Conidien beträgt ungefähr 3 μ. Ascusfrüchte konnten bisher nicht beobachtet werden.

Auf gewöhnlicher 10 % Nährgelatine ist der Pilz von *C. Pfefferianus* und *C. glaber* leicht zu unterscheiden. Er bildet ein dichtes Mycel von schneeweißer Farbe, die grünen Conidien treten erst relativ spät auf. *C. Pfefferianus* und *C. glaber* entwickeln ein weniger dichtes Mycel, die Farbe ist nicht so weiß, die Conidien werden früher gebildet. *C. siderophilus* verflüssigt 10 % Gelatine nicht.

C. siderophilus bildet wie die anderen bisher bekannten *Citromyces*-Arten aus dem Rohrzucker der Nährlösung Zitronensäure, unterscheidet sich aber von diesen wesentlich dadurch, daß er imstande ist, unter gewissen Umständen Eisen zu speichern und durch sein Verhalten gegen Eisensalze, das im Folgenden näher beschrieben wird.

Der Pilz scheint, wie schon erwähnt wurde, weit verbreitet zu sein. Ich konnte ihn aus fast allen untersuchten eisenhaltigen Wässern isolieren.

Kulturen ohne Zusatz von Eisen.

Citromyces siderophilus findet sich in der Natur in eisenhaltigen Wässern. Die Pilzhyphen enthalten immer größere Mengen von Eisen. Es wurde nun versucht, den Pilz in der angegebenen Nährlösung ohne Eisenzusatz zu kultivieren. (So geringe Spuren von Eisen, die jeder Organismus zu seinem Gedeihen braucht, sind erfahrungsgemäß in jeder Nährlösung enthalten, die aus als chemisch rein bezeichneten Salzen und destilliertem Wasser hergestellt ist.)

Es zeigte sich ein normales Wachstum, wie wir es bei ähnlichen Schimmelpilzen finden. Auch auf einer Reihe anderer fester und flüssiger Substrate wuchs der Pilz ohne Eisenzusatz ganz normal.

Das Erntegewicht der Pilzdecke betrug in der angegebenen Nährlösung nach 10 Tagen bei 25° C 0,747 g.

Aus dem Versuch geht hervor, daß *C. siderophilus*, der in der Natur in Eisenwässern vorkommt, den Überschuß von Eisen zu seinem Gedeihen nicht nötig hat, sondern in organischer Nährlösung, die nur ganz geringe Spuren von Eisen enthält, wie viele andere Pilze gedeiht.

Kulturen mit Zusatz von Eisensalzen.

Es wurde nun versucht, festzustellen, ob das Eisen überhaupt einen Einfluß auf das Wachstum von *C. siderophilus* ausübt. Daß

geringe Mengen von Eisensulfat und anderen Metallsalzen auf das Wachstum gewisser Schimmelpilze fördernd wirkt, ist bereits durch die Untersuchungen von Raulin (1), Richards (1) und Gößl (2) bekannt.

Zu der angegebenen Nährlösung wurden je 0,5 g Eisenoxydulsulfat und schwefelsaures Eisenoxydulammon gegeben. (Die Nährlösung enthielt also, da immer 100 ccm angewendet wurden, 0,5 % des betreffenden Salzes.) Das Gewicht der getrockneten Ernte betrug mit

Eisenoxydulsulfat	1,534 g,
Eisenamonsulfat	1,698 g.

Da das Erntegewicht unter sonst gleichen Bedingungen ohne Eisen 0,747 g betrug, so ergibt sich, daß durch Zusatz der erwähnten Salze eine beträchtliche Vermehrung der Ernte verursacht wird.

Zum Vergleich wurde festgestellt, wie sich andere Schimmelpilze in der 0,5-proz. Eisensulfat-haltigen Nährlösung verhalten. Die Versuche werden angestellt mit *Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, *Citromyces glaber* und *C. Pfefferianus*. Nach 10 Tagen war bei *Aspergillus* und *Penicillium* ein Wachstum noch nicht zu bemerken, bei *C. glaber* und *Pfefferianus* war eine ganz geringe Entwicklung eingetreten. Nach einigen Wochen wurde schließlich in allen Kulturen eine dünne Pilzdecke gebildet, die aber nicht den zehnten Teil des Erntegewichtes von *C. siderophilus* erreichte und auch weit geringer war als das Erntegewicht der betreffenden Pilze in derselben Nährlösung ohne Eisenzusatz.

Es ergibt sich also, daß ein Zusatz von 0,5 % $FeSO_4$, der bei den Eisenpilzen eine beträchtliche Vermehrung des Trockengewichtes herbeiführt, bei den anderen untersuchten Schimmelpilzen stark hemmend wirkt. Die Eisenpilze stellen mithin eine Gruppe von Schimmelpilzen dar, die sich physiologisch durch ihre Anpassung an für andere Arten giftig wirkende Mengen von Eisenoxydulsulfat auszeichnen.

Salze anderer Metalle.

Durch die Versuche von Richards (1) ist bekannt, daß eine ganze Reihe anderer Metallsalze in meist sehr geringen Quantitäten zur Nährlösung gegeben, bei gewissen Schimmelpilzen eine Vermehrung des Erntegewichtes verursacht. Um festzustellen, wie größere Mengen dieser Salze auf den Eisenpilz wirken, wurde zu

der angegebenen Nährlösung je 0,5 g des betreffenden Metallsalzes zugesetzt.

Für die untersuchten Metalle ergaben sich folgende Erntegewichte:

$MnSO_4$ . .	1,909
$Al_2(SO_4)_3$ . .	1,596
$ZnSO_4$ . . .	1,309
$CaSO_4$ . . .	0,671
Na_2SO_4 . .	0,518
$CuSO_4$ . . .	Geringe Mycelentwicklung Trockengewicht kleiner als 1 mg
$Cr_2(SO_4)_3$ . .	
$CoSO_4$ . . .	
$Pb(NO_3)_2$ . .	Geringe Mycelentwicklung, Trockengewicht kleiner als 1 mg
$CdSO_4$ . . .	Kein Wachstnm.
$NiSO_4$ . . .	

Von $MnSO_4$ ist durch die Untersuchungen von Gößl (1) bekannt, daß es wachstumfördernd auf Schimmelpilze wirkt und auch in größeren Quantitäten nicht giftig ist. Interessant sind die Kulturen $Al_2(SO_4)_3$ und $ZnSO_4$. Aluminiumsulfat hat nach den Untersuchungen von Richards (2) keinen wesentlichen Einfluß auf das Wachstum der Schimmelpilze, während Zinksulfat nach seinen Untersuchungen [Richards (3)] in mehr als 0.05-proz. Lösung entschieden giftig wirkt. Auf der Zinklösung wuchs das Mycel von *Citromyces siderophilus* in Form von runden Körnern von ungefähr 1 mm Durchmesser, eine Conidienbildung trat nicht ein.

Der Zusatz von 0,5 % Na_2SO_4 und $CaSO_4$ hat auf das Erntegewicht keinen merklichen Einfluß, es entspricht ungefähr dem Gewicht, das auf der Nährlösung ohne Zusatz von Metallsalz erzielt wurde.

Der Versuch zeigt, daß *Citromyces siderophilus* nicht nur gegen die chemische Giftwirkung der Eisensalze, sondern auch vor allem gegen Zinksulfat weit resistenter ist als die meisten anderen Schimmelpilze.

Eisenoxyd und Oxydulsalze.

Um zu untersuchen, welche Oxydationsstufe der Eisensalze für die Förderung des Wachstums geeigneter ist, wurden Kulturen mit je 0,5 % von verschiedenen Eisenoxyd- und Oxydulsalzen angesetzt. Es ergeben sich folgende Erntegewichte:

Schwefels. Eisenoxydul . . .	1,527 g
„ Eisenoxyd . . .	1,555 g
„ Eisenoxydulammon .	1,557 g
„ Eisenoxydammon .	1,538 g
Eisenchlorür	1,386 g
Eisenchlorid	1,231 g

Die Trockengewichte der auf Oxyd und Oxydulsalzen gewachsenen Pilzdecken zeigen keinen beträchtlichen Unterschied. Die Differenzen liegen innerhalb der Abweichungsgrenzen, die bei unter gleichen Verhältnissen gewachsenen Kulturen beobachtet werden. Es liegt also der Schluß nahe, daß Eisenoxyd- und Oxydulsalze in gleicher Weise wachstumsfördernd wirken. Weitere Versuche ergaben jedoch, daß dieser Schluß durchaus nicht zutreffend ist.

Um festzustellen, bei welcher Konzentration der Eisensalze der Pilz das höchste Erntegewicht ergibt, wurden der angegebenen Nährlösung verschiedene Mengen von Eisenoxyd- und Oxydulsalzen zugesetzt. Es wurden folgende Erntegewichte erzielt:

%	$Fe\,SO_4$	$Fe_2\,(SO_4)_3$
0,01	1,223 g	0,712 g
0,1	1,309 g	0,737 g
0,5	1,439 g	1,497 g
1	1,569 g	1,386 g
2,5	1,680 g	—
5	1,719 g	—
10	1,756 g	—
20	0,956 g	—

Die Dauer des vorstehenden Versuches betrug 14 Tage. Die Erntegewichte der Kulturen mit Zusatz von Eisenoxydsulfat zeigen ein gleichmäßiges Ansteigen mit der Konzentration des Eisensalzes. Bei 20 % $Fe\,SO_4$ ist eine Abnahme des Gewichtes zu bemerken, die aber wohl wesentlich nicht auf einer chemischen Giftwirkung des Eisensulfats beruht, sondern eine Folge der hohen Konzentration ist. — Bei 10 und 20 % $Fe\,SO_4$ war eine Conidienbildung nicht zu beobachten.

Aus dem gleichmäßigen Ansteigen des Erntegewichtes mit der Konzentration kann jedoch nicht gefolgert werden, daß die stärkeren Konzentrationen des Eisensalzes das Wachstum mehr begünstigen als die schwächeren. Da Schimmelpilze auf stärkeren Konzentrationen langsamer wachsen als auf schwächeren, war die Versuchs-

dauer auf 14 Tage verlängert worden. Die Pilzdecken auf den niederen Konzentrationen hatten in dieser Zeit ihr Höchstgewicht bereits überschritten, das Gewicht war wieder geringer geworden [vergl. Kunstmann (2)].

Außerdem ist noch ein anderer Faktor zu berücksichtigen. Es wurden mit Hilfe von $Na_2 SO_4$ oder $K NO_3$, die, wie Versuche ergeben hatten, keinen merklichen Einfluß auf das Wachstum des Pilzes ausüben, isotonische Lösungen zur Konzentrationsreihe des Eisensulfats hergestellt. Es zeigte sich, daß auch hierin innerhalb gewisser Grenzen mit steigender Konzentration eine Steigerung des Erntegewichtes eintrat. Dies beruht offenbar darauf, daß die Pilzhyphen, um sich auf einen höheren Turgorwert einzustellen, Salze aus der Nährlösung aufnehmen, die dann bei der getrockneten Ernte eine entsprechende Gewichtsvermehrung verursachen. Auf die Menge des Kohlenstoffgehaltes der Pilzernte dürfte diese Gewichtsvermehrung kaum einen Einfluß haben. Mit $K NO_3$ isotonisch gemachte Nährlösungen mit 0,1 %, 1 %, 10 % und 20 % Ferrosulfatgehalt ergeben wenig abweichende Erntegewichte. Das Optimum der Wirkung des Eisensulfates liegt ungefähr bei 1 %.

Die Erntegewichte, die auf eisenoxydsulfathaltigen Kulturen erzielt wurden, weichen beträchtlich von den bisher beschriebenen Resultaten ab. Mengen bis ungefähr 1 % zeigen eine deutliche Wachstumsförderung des Pilzes, bei 2 % wird das Wachstum bereits eingestellt. (Zu beobachten ist hierbei noch, daß 1 g Oxydsulfat osmotisch gleichwertig ist mit 0,695 g Oxydulsulfat).

Daß geringe Mengen von Eisensalzen auf das Wachstum von Schimmelpilzen fördernd wirken, größere dagegen giftig, ist bereits für Eisenoxydulsulfat durch die Untersuchungen Richards bekannt. *Citromyces siderophilus* reagiert also auf Eisenoxydsalze ähnlich, wie andere Schimmelpilze auf Oxyd- und Oxydulsalze reagieren. Die Eisenpilze besitzen demnach eine hohe Anpassung an die Giftwirkung der Eisensalze nur für Oxydulverbindungen.

Ein ganz ähnliches Resultat wurde erzielt mit schwefelsaurem Eisenammonoxyd- und Oxydul.

Die Chlorverbindungen des Eisens wirken im allgemeinen weit giftiger auf Schimmelpilze als die schwefelsauren Verbindungen, anscheinend wegen der Giftigkeit des Chlorions. Die Erntegewichte sind daher mit diesen Salzen auch bei *Citromyces siderophilus* im Durchschnitt ein wenig geringer. Eine Conidienbildung trat nur bei niederen Konzentrationen des Chlorürs ein.

Zu der üblichen Nährlösung wurden molekular gleiche Mengen von Eisenchlorür und Eisenchlorid zugesetzt (Mol.-Gew. $Fe\,Cl_2 = 127$, $Fe_2\,Cl_6 = 325$). Das Resultat war ähnlich wie bei den vorher untersuchten Salzen.

Mol	$Fe\,Cl_2$	$Fe_2\,Cl_6$
$^1/_{1000}$	0,452 g	0,384
$^1/_{100}$	0,502 g	1,481
$^1/_{10}$	1,471 g	—
$^1/_2$	1,358 g	—
1	1,261 g	—

Wir sehen aus dieser Versuchsreihe wieder die Anpassung des Eisenpilzes an Eisenoxydulsalze und erkennen die Giftwirkung der Oxydsalze.

Es ist nun eigentümlich, daß die Oxydsalze, die entschieden eine chemische Giftwirkung auf *Citromyces siderophilus* ausüben, in geringer Konzentration fast in derselben Weise wachstumsfördernd wirken wie die Oxydulsalze. Diese Erscheinung erklärte sich im Verlaufe der Untersuchungen auf sehr einfache Weise dadurch, daß in der angewendeten Nährlösung stets ein kleiner Teil des zugesetzten Oxydsalzes durch einen rein chemischen Prozeß reduziert wird, also auch dann, wenn die Nährlösung nicht geimpft ist. Bei stärkeren Konzentrationen überwiegt die Giftwirkung des Oxydsalzes so sehr, daß ein Wachstum überhaupt nicht eintritt.

So einfach es erscheint, eine Nährlösung herzustellen, die nur Eisen in Oxydform enthält, ohne Spuren von Oxydulsalz, so ist mir dies trotz vieler Bemühungen nicht gelungen. Organische Eisenverbindungen, z. B. Saccharate, in denen das Eisen nicht in Form von Jonen vorhanden ist, kommen für die Untersuchung nicht in Betracht, da hierbei Ferro- und Ferrisalze in geringen Mengen nicht als solche erkannt werden können. Außerdem zeigte sich später, daß nicht dissociierte Eisensalze fast keinen Einfluß auf das Wachstum haben. Versuche, das Eisenoxydul in den Kulturen durch Einleiten von Sauerstoff oder auf andere Weise zu oxydieren, mißlangen. Schließlich zeigte sich, daß alle diese Bemühungen überhaupt zwecklos waren, da mit dem Wachstum des Pilzes stets eine Reduktion des Eisenoxydes verbunden ist, was später ausführlich beschrieben wird.

Der vorstehende Versuch zeigte also, daß Ferrosalze eine chemische Giftwirkung auf *Citromyces siderophilus* in keiner Weise ausüben, daß dagegen Ferrisalze bereits in verhältnis-

mäßig geringer Konzentration so giftig sind, daß das Wachstum unterbleibt. Die Oxydulsalze haben außerdem innerhalb gewisser Grenzen anscheinend unabhängig von der Konzentration einen wachstumsfördernden Einfluß. Ob die Oxydsalze in geringer Konzentration wachstumsfördernd wirken, konnte nicht nachgewiesen werden. Es ist dies aber nicht ausgeschlossen, da ja auch von anderen giftigen Metallsalzen nachgewiesen ist, daß sie in starker Verdünnung das Erntegewicht von Schimmelpilzen erheblich vermehren können.

Verschiedene Stickstoffquellen.

In den beschriebenen Kulturen wurde dem Pilz als Stickstoffquelle Chlorammonium geboten. Um zu untersuchen, ob anstatt des Chlorammoniums auch Nitrate verarbeitet werden, wurde der Nährlösung Kalisalpeter zugesetzt. Das Erntegewicht betrug mit

0,5 % KNO_3 + 0,5 % $FeSO_4$.	1,275 g
0,5 % KNO_3	0,693 g

Es ist also in der Kultur mit Eisensulfat etwas geringer als das Erntegewicht in derselben Nährlösung mit NH_4Cl als Stickstoffquelle. In den Kulturen ohne Eisenzusatz war ein merklicher Unterschied der Ernten mit Salmiak oder Salpeter als Stickstoffquelle nicht festzustellen. Nitrate sind also geeignet, dem Pilz als gute Stickstoffquelle zu dienen. Mit Pepton als Stickstoffquelle wurden folgende Resultate erzielt:

0,5 % Pepton + 0,5 % $FeSO_4$.	1,050 g
0,5 % Pepton	0,625 g

Aus Pepton kann *Citromyces siderophilus* demnach etwas weniger gut seinen Stickstoffbedarf decken. Mit Asparagin als Stickstoffquelle zeigten die Kulturen ohne Eisen ein noch geringeres Wachstum. In Kulturen mit Eisen unterblieb das Wachstum vollständig, da das Asparagin mit dem Eisen reagiert und einen unlöslichen Niederschlag bildet. Die Kulturen mit Harnstoff als Stickstoffquelle werden später beschrieben.

Citromyces siderophilus kann demnach seinen Stickstoff am besten aus Ammonsalzen gewinnen, Nitrate und organische Stickstoffverbindungen können ebenfalls, aber etwas weniger gut, als Stickstoffquelle dienen.

Verschiedene Kohlenstoffquellen.

Alle bisher beschriebenen Kulturen enthielten als Kohlenstoffquelle 5 % Rohrzucker. Um die Reizwirkung des Eisenoxyduls bei Gegenwart anderer organischer 'Kohlenstoffquellen festzustellen, wurden zu der üblichen Nährlösung verschiedene organische Substanzen zugesetzt, die mit und ohne Eisenzusatz (0,5 % Fe SO_4) folgende Ernte ergaben:

5 g Traubenzucker + Fe . .	1,522
5 g Traubenzucker	0,839
5 g Glycerin + Fe	1,009
5 g Glycerin	0,143
3 g Chinasäure + Fe	0,975
3 g Chinasäure	0,841
3 g Bernsteinsäure + Fe . .	0,788
3 g Bernsteinsäure	0,460
0,2 ccm Alkohol + Fe . . .	0,122
0,2 ccm Alkohol	0,009

Chinasäure und Bernsteinsäure wurden als freie Säuren zugegeben, da es sich zeigte, daß bei Neutralisation derselben die Ernte geringer war.

Essigsäure, Zitronensäure und Milchsäure ergaben, in Form von Salzen zugesetzt, ein sehr geringes Wachstum. Die Erntegewichte betrugen nur wenige Milligramme. Die Kulturen mit Eisenzusatz zeigten aber in allen Fällen eine deutliche Wachstumsförderung.

Eine Reihe anderer organischer Substanzen konnte für die Untersuchungen nicht verwendet werden, da sie sich mit der Eisensulfatlösung zersetzten, auch wenn die Substanzen getrennt sterilisiert wurden.

Der Versnch zeigt, daß die Reizwirkung des Eisens nicht bei allen organischen Nährlösungen gleich groß ist. Bei Chinasäure als Kohlenstoffquelle ist die Ernte mit Eisenzusatz nur ein wenig größer als ohne Eisen, bei Glycerin beträgt sie ungefähr das siebenfache, bei Alkohol das zwölffache.

Daß die Größe der Reizwirkung der Metallgifte abhängig ist von der Zusammensetzung der Nährlösung wurde von (Gößl (1) für Mangansalze nachgewiesen.

Organische Eisensalze.

Die Wirkung organischer Eisensalze als Kohlenstoffquelle wurde ebenfalls näher untersucht. Zu der Nährlösung wurden je 0,5 % des betreffenden Eisensalzes gegeben. Angewendet wurden essigsaures Eisen, zitronensaures Eisen, Eisenammoncitrat und milchsaures Eisen. Die Erntegewichte betrugen wenige Milligramm und kamen ungefähr denen gleich, die in Kulturen erhalten wurden, welche die betreffende organische Säure mit 0,5 % Eisenoxydulsulfat in der Nährlösung enthielten.

Der Einfluß des Eisenoxyduls bei Gegenwart geringer Mengen organischer Substanz in der Nährlösung.

Um die Wirkung des Eisenoxyduls bei Anwesenheit geringerer Mengen organischer Substanz in den Kulturen zu untersuchen, wurden zu der üblichen Nährlösung mit und ohne 0,5 % Eisenoydulsulfat, Rohrzucker, Traubenzucker und Glycerin in Mengen von je 0,5—0,01 % zugesetzt. Die eisenfreien Kulturen wurden mit den entsprechenden Kulturen von gleichem Gehalt an organischer Substanz mit KNO_3 isotonisch gemacht, um Erntegewichtsunterschiede, die eventuell auf den verschiedenen osmotischen Druck der Lösungen zurückzuführen sein könnten, zu vermeiden.

Für die Kulturen mit Rohrzucker als Kohlenstoffquelle ergaben sich folgende Erntegewichte.

Rohrzucker %	Ernte
0,5 + Fe	0,223
0,5	0,097
0,1 + Fe	0,078
0,1	0,022
0,01 + Fe	0,008
0,01	0,001

Von 0,1 % organischer Substanz an abwärts wuchsen die Hyphen submers und bildeten keine Conidien.

Bei 0,5 % Rohrzucker wird das Erntegewicht durch Eisenzusatz auf mehr als das doppelte gesteigert, bei 0,1 % auf das dreifache und bei 0,01 % auf mehr als das fünffache. Mit Traubenzucker und Glycerin wurden ähnliche Resultate erzielt.

Es geht aus dem Versuch hervor, daß die Wachstumsförderung durch das Eisensulfat mit der Abnahme der Nährlösung an organischer Substanz zunimmt. Das ist wichtig für die Erklärung

des Vorkommens der Eisenpilze in natürlichen Eisenwässern, die nur geringe Spuren organischer Substanz enthalten.

Die Eiseninkrustation der Pilzhyphen.

In natürlichen Gewässern wächst *Citromyces siderophilus* immer untergetaucht, die Hyphen sind sehr lang und weisen verhältnismäßig wenige Verzweigungen auf. Die Membran der Pilzfäden ist wie bei den Eisenbakterien (*Crenothrix*, *Clonothrix* usw.) durch starke Eiseneinlagerung rostbraun gefärbt und stark verdickt. Conidien oder andere Fortpflanzungsorgane konnte ich an natürlichem Material nie feststellen.

In den bisher beschriebenen Kulturen wuchs der Pilz meist auf der Oberfläche der Nährlösung, das Mycel war von schneeweißer Farbe und bildete auf nicht zu stark eisenhaltigen Nährlösungen nach kurzer Zeit reichlich blaugrüne Conidien. Im allgemeinen war er wenig von den üblichen Flüssigkeitskulturen von *Penicillium glaucum* zu unterscheiden. Das Aussehen des Pilzes in natürlichen Gewässern und in Kulturen war so verschieden, daß es einige Mühe kostete, festzustellen, daß der kultivierte Pilz wirklich der in Betracht kommende Eisenpilz war. Daß beim sorgfältigen Impfen mit unter dem Mikroskop genau untersuchtem Rohrmaterial immer wieder dieselbe Pilzform erhalten wurde, war natürlich kein Beweis für die Identität der Arten.

Versuche, aus den erhaltenen Conidien die eisenhaltige Hyphenform zu kultivieren, waren lange Zeit ohne Erfolg, sie gelangen erst im späteren Verlaufe der Arbeit, womit nun zweifellos feststand, daß die beiden Hyphenformen derselben Pilzart angehörten.

Die inkrustierten Pilzhyphen wurden zuerst auf folgende Weise erhalten. In ein Becherglas von 500 ccm Inhalt wurden ungefähr 300 ccm destilliertes Wasser und geringe Mengen anorganischer Nährsalze gegeben. Außerdem wurden noch 1,5 g mit Alkohol ausgefälltes Eisenoxydulsulfat zugesetzt. (Zu den meisten anderen Versuchen wurde umkristallisiertes Eisensulfat ve rwendet .)Das Glas wurde hierauf unter eine Glocke mit kohlensäurehaltiger Luft gesetzt, nachdem die Lösung mit Sporen von *Citromyces siderophilus* geimpft worden war. Nach einigen Tagen bildeten sich auf dem Boden und an den Wänden des Gefäßes große Flocken von Pilzhyphen, die dem in der Natur vorkommenden Eisenpilz vollkommen gleich waren. Nach längerem Stehen zeigten die Fäden

eine starke Eiseninkrustation, die Hyphen erreichten hierdurch mehr als das Dreifache ihrer ursprünglichen Dicke.

Der Versuch war eine Voruntersuchung zur Entscheidung der Frage, ob *Citromyces siderophilus* fähig ist, wie *Spirophyllum ferrugineum* CO_2 zu assimilieren [vgl. Lieske (1)]. Die Resultate dieser Untersuchungen werden später mitgeteilt, hier sei nur erwähnt, daß bei diesem Versuch der Pilz offenbar seinen Kohlenstoff aus den Spuren organischer Substanz nahm, die in dem ausgefüllten Eisenoxydulsulfat enthalten waren.

Später gelang es auf andere Weise noch besser, die inkrustierte Hyphenform in Reinkultur zu erhalten. In einer Nährlösung, welche

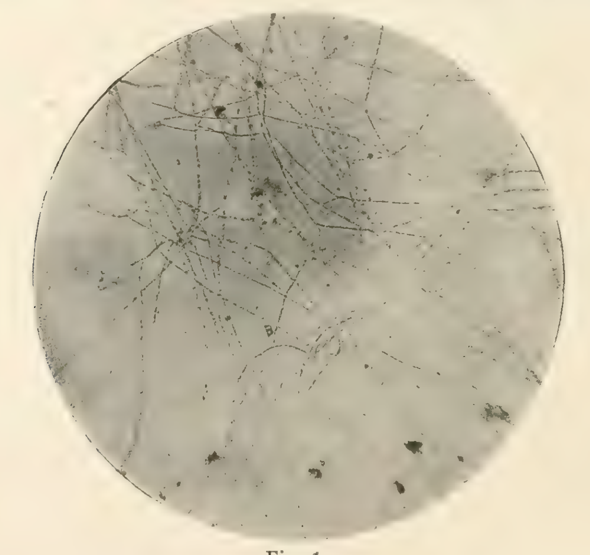


Fig. 1.
Hyphen von *Citromyces siderophilus* aus Reinkultur ohne Inkrustation.

die angegebenen anorganischen Salze enthält, und als Kohlenstoffquelle 1 % Harnstoff und 0,01 % Rohrzucker, wachsen die Hyphen submers und nehmen nach kurzer Zeit eine starke Eiseninkrustation an. Wesentlich für die Inkrustation ist hierbei anscheinend der Harnstoff.

Es tritt aber nicht in allen Kulturen, die Harnstoff enthalten, eine Inkrustation ein. Bei höherem Gehalt an Zucker oder anderen, gut nährenden organischen Substanzen wächst der Pilz ganz normal an der Oberfläche, ohne Eisen zu speichern. Gibt man dem Pilz Harnstoff als Stickstoffquelle, so wächst er ebenfalls ganz normal

ohne Inkrustation, der Harnstoff bietet eine ziemlich gute Stickstoffquelle. Harnstoff allein ohne geringe Mengen anderer organischer Substanzen ergibt nur Spuren von Wachstum, so daß sich nicht sicher entscheiden läßt, ob dieses Wachstum auf Kosten des Harnstoffes oder schwer vermeidbarer Verunreinigungen erfolgt.

Gibt man als Kohlenstoffquelle sehr geringe Mengen organischer Substanz und ungefähr 1 % Harnstoff, so entsteht auf dem Boden des Kulturgefäßes ein dichtes Gewebe von inkrustierten Hyphen. In einer Kultur, die 0,01 g Rohrzucker und 1 g Harnstoff enthielt, betrug das Trockengewicht einer solchen Pilzernte,



Fig. 2.
Schwach inkrustierte Hyphen aus Reinkultur mit Harnstoff.

die vorher zur Beseitigung des Eisenoxyhydrates mit verdünnter Salzsäure behandelt worden war, 0,0126 g. Der Harnstoff ist also anscheinend mit als Kohlenstoffquelle verwertet worden, denn es wurde im Verlaufe der Untersuchungen niemals ein Erntegewicht erzielt, das größer gewesen wäre als die zugesetzte Menge organischer Substanz.

Es liegt nun die Erklärung nahe, daß die Inkrustation dadurch verursacht wird, daß der Pilz dem Harnstoff Kohlenstoff entzieht und das freiwerdende Ammoniak das Eisen als Hydrat ausfällt. Das ist aber sicher nicht der Fall; denn in Kulturen, die anstatt

Eisensulfat Mangansulfat oder Calciumsulfat enthielten, war eine Inkrustation mit Mangan oder Calcium nicht zu beobachten. In den Ca-haltigen Kulturen bildeten sich Kristalle von zitronensaurem Calcium. Außerdem trat in den zuerst beschriebenen Kulturen, die keinen Harnstoff enthielten, ebenfalls eine Inkrustation ein. Später wurden die inkrustierten Hyphen noch erhalten in Kulturen, die essigsaures Natrium oder Blätterdekokt als Kohlenstoffquelle enthielten.

In allen Fällen, in denen eine deutliche Inkrustation erzielt wurde, stand dem Pilz nur eine schlechte Kohlenstoffquelle zur Verfügung. Mit 0,01 % Rohrzucker und Harnstoff, essigsaurem Natrium oder Blätterdekokt als Kohlenstoffquelle zeigte der Pilz ohne Eisenzusatz nur ein ganz minimales Wachstum, während bei Eisenzusatz unter Inkrustationserscheinungen eine relativ große Masse Hyphen erzielt wurde.

Die Inkrustation tritt also ein, wenn der Pilz auf eine schlechte Kohlenstoffquelle angewiesen ist. Die Annahme, daß sie auf Bildung von Alkali aus der als Kohlenstoffquelle zugesetzten organischen Substanz der Nährlösung beruht, ist durch die beschriebenen Untersuchungen nicht begründet. Alle Kulturen, in denen die Hyphen Eisen gespeichert hatten, zeigten saure oder neutrale, niemals alkalische Reaktion. Die Kulturen, in denen die inkrustierten Hyphen erhalten wurden, kommen den Lebensbedingungen der Eisenpilze in der Natur nahe, da sie wie die Eisenwässer sehr wenig und schlecht verwertbare organische Substanz enthielten.

Sind die Eisenpilze fähig, Kohlensäure zu assimilieren?

Die Eisenpilze sind in der Natur makroskopisch von Eisenbakterien schwer zu unterscheidsn. Sie leben wie diese in Eisenwässern, die nur sehr geringe Mengen organischer Substanz enthalten. Da es gelungen war nachzuweisen, daß es Eisenbakterien gibt, die ihren Kohlenstoff aus organischer Kohlensäure gewinnen können, lag der Gedanke nahe, daß dies bei den Eisenpilzen auch der Fall sei. [Vergl. Lieske (1)]. Die Versuche wurden ähnlich wie mit *Spirophyllum ferrugineum* angesetzt. Es trat jedoch kein Wachstum ein. Bei grob angestellten Versuchen, zu denen mit Alkohol ausgefälltes Eisensulfat verwendet worden war, entwickelten sich inkrustierte Pilzhyphen, bei Anwendung von unkristallisiertem Eisensulfat unterblieb jedoch die Entwicklung. Der Pilz hatte

offenbar die Spuren organischer Substanz, die in dem Eisen enthalten waren, als Kohlenstoffquelle verwertet. Eine Reihe weiterer Versuche blieb ebenfalls ohne Erfolg.

Nach verschiedenen analytischen Methoden wurde der Gehalt des Wassers an organischer Substanz in der erwähnten Eisenquelle, in der *Citromyces siderophilus* in großen Massen auftritt, genau untersucht. (Untersuchungsmethoden von Schulze-Trommsdorff und von Kabel.) Das Wasser enthält nur so geringe Spuren von organischer Substanz, daß dieselbe auf chemischem Wege nur schwer nachzuweisen ist. Da die Untersuchungen wiederholt zu verschiedenen Jahreszeiten mit demselben Erfolge ausgeführt wurden, so ist auch nicht anzunehmen, daß der Gehalt des Wassers an organischer Substanz wesentlichen Schwankungen unterworfen ist.

Daß die Pilze ihren ganzen Kohlenstoffbedarf aus diesen minimalen Spuren von organischer Substanz decken können, ist sehr wohl möglich. Der Nachweis der Kohlensäureassimilation durch Eisenpilze ist jedenfalls nicht gelungen.

Die Reduktion der Eisensalze.

In den bisher beschriebenen Versuchen hatte es sich gezeigt, daß ein Zusatz von Eisenoxydulsalzen zur Nährlösung eine bedeutende Förderung des Wachstums verursacht; geringe Mengen von Eisenoxydsalzen hatten dieselbe Wirkung, größere dagegen waren stark giftig. Es fragt sich nun, ob und in welcher Weise die Oxydationsstufe dieser Salze durch das Wachstum des Pilzes verändert wird.

Eisenoxydsalze wurden qualitativ nachgewiesen mit Rhodankalium, Eisenoxydulsalze mit frisch gelöstem Ferricyankalium. Beide Reaktionen sind außerordentlich empfindlich und gestatten kolorimetrisch auch brauchbare quantitative Vergleichswerte.

Die Nährlösung aller Kulturen, zu denen Eisenoxydulsalze zugesetzt worden waren, zeigte, nachdem ein gutes Wachstum eingetreten war, eine reine Oxydulreaktion. Oxydionen ließen sich in der Lösung nicht nachweisen. Nachdem die Pilzdecke entfernt worden war, gab die Nährlösung nach längerem Stehen an der Luft oder auch sofort beim Schütteln mit Luft im Reagenzglas eine deutliche Oxydreaktion. Mit gleicher Nährlösung angesetzte Kulturen von *Aspergillus niger*, *Citromyces Pfefferianus* und *Penicillium glaucum* gaben, nachdem ein Wachstum eingetreten war, neben der Oxydulreaktion eine deutliche Oxydreaktion. Dasselbe war an der

erwähnten Nährlösung zu konstatieren, die unter gleichen Verhältnissen steril aufbewahrt worden war.

Es ergibt sich also, daß durch das Wachstum von *Citromyces siderophilus* das Eisenoxydul in der Nährlösung verhindert wird, sich zu oxydieren, was unter normalen Verhältnissen teilweise der Fall ist.

Enthält die Nährlösung einen Zusatz von Eisenoxydsalzen (Chlorid, Sulfat, Eisenammonsulfat), so tritt bis zu einer Konzentration von ungefähr 1 % des Eisensalzes wie mit Oxydulsalzen ein gutes Wachstum ein. Nach einiger Zeit zeigt dann die Nährlösung ebenso wie bei den vorher beschriebenen Kulturen eine reine Oxydulreaktion. Das Eisenoxyd ist also vollständig zu Oxydul reduziert worden. Dieselbe steril gehaltene Nährlösung mit Oxydzusatz zeigt nach einiger Zeit auch eine schwache Oxydulreaktion. Die gelösten Stoffe, wahrscheinlich die organische Substanz der Nährlösung, reduzieren einen geringen Teil des Eisenoxyds. Die Hauptmasse des Eisens bleibt jedoch als Oxydsalz erhalten.

In gut gewachsenen Kulturen wird das zugesetzte Eisenoxyd so weit reduziert, daß nach Zusatz von Rhodankalium nicht die mindeste Rotfärbung zu beobachten ist, während mit Ferricyankalium sofort ein voluminöser, tiefblauer Niederschlag auftritt. Nimmt man einige ccm von der reduzierten Nährlösung in ein Reagenzglas und schüttelt sie mit Luft, so tritt nach Zusatz von Rhodankalium eine deutliche Rotfärbung ein.

Trägt man in die übliche Nährlösung mit 5 % Rohrzucker frisch gefälltes Eisenoxydhydrat ein, so löst sich dieses in ziemlich beträchtlicher Menge, da es sich mit dem Zucker zu wasserlöslichem Eisensaccharat verbindet. Die sterile Nährlösung gibt mit Rhodankalium oder Ferricyankalium keine Reaktion, da das Eisen nicht in Form von Ionen in der Lösung enthalten ist. Nachdem sich *Citromyces siderophilus* auf dieser Nährlösung einige Zeit entwickelt hat, tritt dissoziiertes Oxydulsalz auf, dessen Menge mit fortschreitendem Wachstum zunimmt. Der Vorgang ist leicht erklärlich; da der Pilz nur den organischen Bestandteil des Saccharats verbraucht, bleibt das Eisen als anorganisches Salz zurück, wird wie in den vorher beschriebenen Kulturen reduziert und gibt nun, da es ionisiert ist, die Oxydulreaktion.

Es wurde nun versucht, die Ursachen dieses Reduktionsprozesses näher zu untersuchen. Es fragt sich, ob die Reduktion in den Pilzhyphen selbst vor sich geht, oder ob der Pilz die Nährlösung so verändert, daß in dieser die Reduktion stattfindet.

Zur Entscheidung der Frage, ob das Eisen innerhalb der Pilzhyphen reduziert wird, wurde eine Pilzdecke im Frischgewicht von ungefähr 35 g, die auf einer 1 % Eisensulfat-haltigenen Nährlösung gewachsen war, sorgfältig durch Auswaschen mit destilliertem Wasser von der anhaftenden Nährlösung befreit. Hierauf wurde die Pilzdecke unter Zusatz von wenig Wasser in einem Porzellanmörser zu einem feinen Brei zerrieben und auf ein Filter gebracht. Sowohl dås Filtrat als auch der Rückstand gaben nach dem Ansäuren mit Salzsäure nur eine sehr schwache Eisenreaktion.

Hieraus konnte noch nicht gefolgert werden, daß die Hyphen nicht größere Mengen von Eisen enthielten, da dasselbe in Form von organischen Verbindungen in nicht dissoziiertem Zustande darin enthalten sein konnte. Es wurde daher eine andere Pilzdecke nach dem Zerreiben nach Art der toxikologischen Untersuchungen in einen Zerstörungskolben gebracht, die organische Substanz wurde mit Chlor zerstört und das Filtrat der Analyse unterworfen. Es ließen sich hierbei nur ganz geringe Spuren von Eisen nachweisen. Wenn das Eisen also innerhalb der Hyphen reduziert wird, so könnte das Oxydsalz nur in sehr geringer Menge eintreten, und das Oxydulsalz müßte schnell wieder ausgeschieden werden.

Es liegt nun die Annahme nahe, daß die Pilzhyphen ein Enzym ausscheiden, das die Eisensalze in der Nährlösung reduziert. Man müßte dann dieses Enzym dadurch erhalten können, daß man es aus frischen Hyphen auspreßt. Eine starke Pilzdecke wurde zu diesem Zwecke zu einem feinen Brei zerrieben und mit Wasser oder mit Alkohol ausgezogen. Sowohl der alkoholische als auch der wässerige Auszug gaben zu einer Lösung von Ferrisalz und Ferricyankalium zugesetzt nach einiger Zeit einen starken blauen Niederschlag. Es ist aber nicht anzunehmen, daß es sich hierbei um eine sogenannte Reduktase handelt, da der Pilzsaft keine der Reaktionen gibt, die für die Reduktasen charakteristisch sind.

Das Reduktionsvermögen des Pilzsaftes wird durch Kochen nicht zerstört, organische Farbstoffe werden nicht reduziert, auch nicht andere Stoffe, wie z. B. Pikrinsäure, Arsensäure usw. In größerer Menge ist dagegen in dem Preßsaft eine Peroxydase nachweisbar, eine wasserstoffsuperoxydhaltige Lösung von Guajakharz wird durch ihn intensiv blau gefärbt. Die Reduktion durch den Preßsaft beruht daher wohl hauptsächlich auf einer Reduktionswirkung verschiedenartiger organischer Substanzen. Die Preßsäfte

anderer Schimmelpilze zeigen dieselbe Reduktionswirkung, aber in weit geringerem Maße.

Die Reduktion des Eisens in der Nährlösung kann noch eine andere Ursache haben. Sie kann dadurch herbeigeführt werden, daß der Pilz durch seinen Stoffwechsel die Bestandteile der Nährlösung so verändert, daß diese dann unabhängig von der Lebenstätigkeit des Pilzes das Eisen reduziert. Nährlösung ohne Eisenzusatz, auf der *Citromyces siderophilus* gewachsen war, reduzierte tatsächlich Eisenoxydsalz. Von anderen in bezug auf diese Eigenschaft untersuchten Pilzen zeigten eine ähnliche, aber schwächere Reduktionswirkung die Nährlösung von *Citromyces Pfefferianus* und *Aspergillus niger*, gar nicht reduzierte die Nährlösung von *Penicillium glaucum*.

Ob die Reduktion des der Nährlösung zugesetzten Eisenoxyds innerhalb der Pilzhyphen oder außerhalb derselben in der umgebenden Nährlösung stattfindet, läßt sich also nicht mit Sicherheit entscheiden. Die Reduktion der Eisensalze ist für *Citromyces siderophilus* durch ihre Intensität charakteristisch, findet sich aber auch in schwächerem Maße bei anderen Schimmelpilzen. Nach gutem Wachstum ergibt eine mit Eisenoxyd- oder Oxydulsalz versehene Nährlösung in Kulturen von *Citromyces siderophilus* immer eine reine Oxydulreaktion, während bei anderen Schimmelpilzen stets Oxydsalz in größeren Mengen nachweisbar ist.

Bildung von Raseneisenstein durch Eisenpilze.

Durch die Untersuchungen von Molisch (1) und anderen Autoren ist bekannt, daß die Eisenbakterien einen wesentlichen Anteil an der Bildung von Raseneisenstein haben. Die Frage, ob auch die Eisenpilze hierbei beteiligt sein können, habe ich einer eingehenden Prüfung unterzogen. Es hat sich gezeigt, daß sich in der Natur tatsächlich große Eisenoxydmassen vorfinden, deren Entstehung hauptsächlich der physiologischen Tätigkeit der Eisenpilze zuzuschreiben ist.

Von der bereits mehrfach erwähnten Eisenquelle am Völkerschlachtendenkmal in Leipzig werden große Mengen von Eisenoxydhydrat abgeschieden. Die mikroskopische Untersuchung des rostbraunen Schlammes ergibt, daß ein beträchtlicher Teil desselben aus meist toten, stark eiseninkrustierten Pilzhyphen besteht.

Im Stahlbad Lausigk bei Geithain in Sa. sind die Wassergräben im Kurgarten dicht mit Eisenpilzen bewachsen. Im Frühjahr 1910 beobachtete ich, daß dort beim Ausschachten eines neuen Grabens große Mengen von Eisenocker zu tage befördert wurden. Der Ocker bildete poröse, lockere Massen, die im Erdboden in einer Schicht von 20 bis 30 cm Dicke abgelagert waren. Bei mikroskopischer Betrachtung dieses Eisenockers zeigte es sich, daß derselbe fast ganz aus inkrustierten Pilzhyphen bestand. Aus der Lagerung der Ockermassen im Boden ging hervor, daß seit der Abscheidung schon eine längere Reihe von Jahren vergangen war.



Fig. 3.
Raseneisenstein aus Lausigk in Sa. aus inkrustierten Pilzhyphen bestehend.

Es steht also zweifellos fest, daß die Eisenpilze in der Natur ebenso wie die Eisenbakterien sich wesentlich an der Bildung von Raseneisenstein beteiligen.

Allgemeine Betrachtungen über die Physiologie der Eisenpilze.

Der untersuchte Pilz nimmt physiologisch in vieler Beziehung eine Sonderstellung unter den Schimmelpilzen ein. Es ist eine typische *Citromyces*-Art, die morphologisch von *C. Pfefferianus* kaum zu unterscheiden ist. Es liegt nun die Vermutung nahe, daß *C. siderophilus* überhaupt nur ein *C. Pfefferianus* ist, der

durch seinen viele Generationen andauernden Aufenthalt in Eisenwässern eine spezielle Anpassung an Eisensalze erlangt hat, sodaß man von einer besonderen Art überhaupt nicht sprechen könnte.

Es wurden während der mehr als einjährigen Versuchsdauer vorliegender Arbeit fortwährend Kulturen auf verschiedenen Substraten mit und ohne Eisenzusatz gezogen, in der Weise, daß die Kulturen mit eisenhaltigem Substrat immer mit Sporen geimpft wurden, die auf eisenhaltigen Kulturen entstanden waren und umgekehrt. Ein merklicher Unterschied im physiologischen Verhalten war am Ende der Versuchszeit zwischen den Pilzen beider Kulturreihen nicht zu beobachten.

Die Frage, wie weit Schimmelpilze sich an Metallgifte anpassen können, wurde bereits von Pulst (1) näher untersucht. Es zeigte sich, daß *Penicillium glaucum* sehr wohl schon nach einigen Generationen eine Anpassung erkennen ließ, daß diese Anpassuug aber nur vorübergehend war, denn die erworbene Eigenschaft verlor sich sehr bald wieder [Pulst (2)]. Speziell bei Eisensalzen konnte Pulst (3) eine Anpassung von *Penicillium glaucum* nicht konstatieren.

Citromyces siderophilus ist also wegen seiner physiologischen Eigenschaften als eine besondere, von anderen bekannten *Citromyces*-Arten verschiedene Spezies anzusehen. Es gelang mir, aus Eisenwässern noch andere inkrustierende Pilzarten zu isolieren. Diese zeigten die physiologischen Eigenschaften von *C. siderophilus* in geringerem Maße und wurden aus bereits besprochenen Gründen nicht näher untersucht.

Besonders auffällig ist bei *C. siderophilus* die Anpassung an Eisenoxydulsalze, während Eisenoxydsalze wie bei anderen Schimmelpilzen giftig wirken. Geringe Oxydmengen werden beim Wachstum des Pilzes reduziert, und haben daher dieselbe wachstumsfördernde Wirkung wie die Oxydulsalze. Bei den Untersuchungen wurden Versuchsreihen mit verschiedenen Eisenoxyd- und Oxydulsalzen derselben Säure und mit Eisensalzen derselben Oxydationsstufe aber von verschiedenen Säuren angestellt. Es ging daraus hervor, daß der wachstumsfördernde Einfluß dem Ferro-Ion, eine entschiedene Giftwirkung dagegen dem Ferri-Ion zuzuschreiben ist.

Nicht dissoziierte Eisensalze haben daher fast keinen Einfluß auf das Wachstum. Ferri-Saccharat z. B. wirkt auch in starker Konzentration nicht giftig. — Durch Zusatz einer größeren Menge von Rohrzucker, Traubenzucker, Glyzerin oder anderen organischen

Substanzen zu einer Nährlösung, die Eisenchlorid oder Oxydsulfat enthält, wird die Dissoziation dieser Salze geringer. Die Giftwirkung wird daher bedeutend abgeschwächt oder ganz aufgehoben. In einer Nährlösung mit 5 % Rohrzucker und 2 % Eisenoxydsulfat wächst *C. siderophilus* z. B. überhaupt nicht, in derselben Nährlösung mit 30 % Rohrzucker tritt ein gutes Wachstum ein und das Oxydsulfat wird reduziert.

Der wachstumsfördernde Einfluß des Ferro-Jons kann zunächst als eine Reizwirkung aufgefaßt werden, wie sie auch von geringen Mengen anderer Metallgifte auf Schimmelpilze ausgeübt wird. Das Eisen dient also nicht als eigentlicher Nährstoff, sondern wirkt nur als „chemischer Reiz" bei der Aufnahme dieser Stoffe [vergl. Pfeffer (1)]. Es wurde versucht, den Einfluß des Eisens auf den Stoffwechsel näher zu untersuchen. Zunächst wurde der Atmungskoeffizient, d. h. das Verhältnis des verbrauchten Sauerstoffes zur ausgeatmeten Kohlensäure untersucht. Die Untersuchungen wurden nach der gasanalytischen Methode von Hempel durchgeführt. Die Kulturen mit und ohne Eisenzusatz ließen keinen merklichen Unterschied der Atmungskoeffizienten erkennen.

Weiter wurde versucht, das Verhältnis des Erntegewichtes zum verbrauchten Zucker genau festzustellen. Die Versuche durchzuführen erwies sich jedoch als sehr schwierig, da gleich beim Beginn des Wachstums fast aller Zucker in Säuren, hauptsächlich in Zitronensäure umgewandelt wird und andere von dem Pilz in der Nährlösung gebildete Stoffwechselprodukte bei der Analyse störend wirkten. Es ließ sich jedoch in allen Fällen genau feststellen, daß von einem bestimmten Quantum organischer Substanz in Kulturen mit Eisenzusatz immer ein bedeutend größeres Erntegewicht erzielt wurde als in Kulturen ohne Eisenzusatz. Bei Alkohol als Kohlenstoffquelle betrug das Verhältnis der Erntegewichte von Kulturen mit und ohne Eisenzusatz 12 : 1.

Bei der chemosynthetischen Assimilation der Kohlensäure durch *Spirophyllum ferrugineum* wurde es als wahrscheinlich angesehen, daß die Oxydation des Eisenoxydulkarbonates zu Eisenoxydhydrat dem Organismus als Energiequelle dient. [Vergl. Lieske (2)]. Daß das Eisen bei *Citromyces siderophilus* in Nährlösung mit organischer Substanz nicht in diesem Sinne wirkt, ist klar. Der Pilz reduziert Eisensalze, es liegt also ein endothermer Prozeß vor, der Energie absorbiert. Es ist dagegen anzunehmen, daß das Eisen vielleicht als Sauerstoffüberträger wirkt. Beim Wachstum

der Eisenpilze findet in den Kulturen, folgende umkehrbare Reaktion statt.

$$2\,FeO + O \rightleftarrows Fe_2O_3$$

Eisenoxydulsalze nehmen in wässeriger Lösung sehr leicht Luftsauerstoff auf. Durch Stoffwechselprodukte des Pilzes oder innerhalb der Hyphen wird das Eisenoxyd wieder zu Oxydul reduziert. Der Sauerstoff des Oxyds kann nun entweder durch reduzierende Stoffwechselprodukte des Pilzes gebunden oder innerhalb der Hyphen absorbiert werden. Im ersteren Falle könnte man annehmen, daß durch den Sauerstoff schädliche Stoffwechselprodukte des Pilzes aus der Nährlösung beseitigt würden, was eine Wachstumsförderung verursachen könnte. Dies ist jedoch wenig wahrscheinlich, da verbrauchte Nährlösung ohne Eisenzusatz nach Entfernung der alten Pilzdecke und Zusatz von neuen Nährstoffen ein gleich gutes Wachstum ergibt wie frische Nährlösung. Wahrscheinlicher ist, daß der Pilz sich den innerhalb der Hyphen abgespaltenen Sauerstoff zu Nutze macht.

Die Oxydreaktion der reduzierten Nährlösung tritt nach Entfernung der Pilzdecke beim Stehen an der Luft in kurzer Zeit auf. Beim Schütteln der Nährlösung mit Luft im Reagenzglas ist Oxydsalz sofort deutlich nachzuweisen.

Die Eisenpilze werden durch die Eisensalze befähigt, schlechte Kohlenstoffquellen weit besser auszunützen. Ob diese Wirkung des Eisens mit der Reizwirkung geringer Mengen von anderen Metallgiften auf Schimmelpilze identisch ist, geht aus den beschriebenen Untersuchungen nicht hervor, daß dieselben ähnlich wirken, ist jedoch nicht ausgeschlossen.

In der Natur steht den Eisenpilzen wohl ausschließlich Eisenoxydulkarbonat zur Verfügung. Für Versuchszwecke eignet sich dieses Salz wenig, da es sehr unbeständig ist. Ein Sterilisieren desselben ist nicht möglich. Beim Wachstum des Pilzes würde es auch sofort durch die gebildeten Säuren zerstört werden. Aus demselben Grunde kann man den Kulturen auch nicht metallisches Eisen zugeben wie bei *Spirophyllum*-Kulturen, bei denen das Eisen durch die im Wasser gelöste Luftkohlensäure allmählich in Karbonat übergeführt wird. Übrigens zeigte sich, daß ein Zusatz von metallischem Eisen zur Nährlösung bei allen untersuchten Schimmelpilzen eine starke Hemmung des Wachstums herbeiführt.

Die Eisenpilze besitzen eine große Ähnlichkeit mit den Eisenbakterien insofern, daß sie fähig sind, wie diese beträchtliche

Mengen von Eisenoxydhydrat in ihrer Membran zu speichern. Die beschriebenen Untersuchungen haben gezeigt, daß bei den Eisenpilzen die Speicherung von dem wachstumsfördernden Einfluß des Eisens nicht abhängig ist. Die Inkrustation ist vielmehr abhängig von der Beschaffenheit der Kohlenstoffquelle der Nährlösung. Bei *Spirophyllum ferrugineum* ist mit der Ernährung aus Kohlensäure immer eine Eiseninkrustation verbunden [vgl. Lieske (3)]. Daß bei *Citromyces siderophilus* in der Natur ein ähnlicher Vorgang stattfindet, konnte nicht nachgewiesen werden, ist aber auf Grund der beschriebenen Beobachtungen nicht ausgeschlossen. Von *Leptothrix ochracea* ist durch die Untersuchungen von Molisch (2) nachgewiesen worden, daß diese Art von Eisenbakterien sich heterotroph ernähren kann. Die Ernährungsbedingungen von *Crenothrix polyspora* und *Clonothrix fusca* sind trotz vieler Bemühungen bis jetzt noch nicht aufgeklärt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei manchen dieser Eisenbakterien das Eisen eine ähnliche Rolle spielt wie bei den Eisenpilzen. Jedenfalls zeigt die vorliegende Untersuchung, daß die verschiedenen eiseninkrustierenden Organismen, die in der Natur vorkommen, nicht alle dasselbe ernährungsphysiologische Verhalten aufweisen.

Die vorstehende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt.

Zusammenstellung der Hauptresultate.

In der Natur finden sich weit verbreitet in eisenhaltigen Wässern Pilzhyphen, die in ihrer Membran wie die Eisenbakterien eine beträchtliche Menge von Eisenoxydhydrat gespeichert haben.

Die Hauptmasse dieser Pilzhyphen gehört einer *Citromyces*-Art an, die morphologisch von *Citromyces Pfefferianus* kaum zu unterscheiden ist, physiologisch dagegen in mancher Hinsicht eine Sonderstellung unter den Schimmelpilzen einnimmt.

Citromyces siderophilus gedeiht in Nährlösungen ohne Eisenzusatz wie andere Schimmelpilze.

Ein Zusatz von 0,5 % Ferrosulfat zur Nährlösung bewirkt bei *C. siderophilus* eine beträchtliche Vermehrung des Erntegewichtes, während das Wachstum anderer Schimmelpilze hierdurch stark gehemmt wird.

C. siderophilus zeigt eine besondere Resistenz gegen die Giftwirkung von Zinksulfat.

Eisenoxydulsalze üben auf *C. siderophilus* in keiner Konzentration eine chemische Giftwirkung aus, sondern verursachen eine bedeutende Förderung des Wachstums.

Eisenoxydsalze sind für *C. siderophilus* ebenso giftig wie für andere Schimmelpilze.

Die wachstumsfördernde Wirkung ist dem Ferro-Ion, die Giftwirkung dem Ferri-Ion zuzuschreiben. Nicht dissoziierte Eisensalze haben keinen merklichen Einfluß auf das Wachstum.

Durch Anwesenheit des Eisenoxyduls in der Nährlösung wird dem Pilz eine wesentlich bessere Ausnützung der gebotenen Kohlenstoffquelle, namentlich bei schlechteren Nährstoffen, ermöglicht.

Die Eiseninkrustation der Pilzhyphen ist nicht abhängig von der wachstumsfördernden Wirkung des Eisenoxyduls, sondern von der Beschaffenheit der Kohlenstoffquelle.

Die der Nährlösung zugesetzten Eisensalze werden beim Wachstum des Pilzes reduziert beziehentlich verhindert, sich zu oxydieren.

Die Eisenpilze nehmen in der Natur einen wesentlichen Anteil an der Bildung von Raseneisenstein.

Literatur-Verzeichnis.

Adler (1), Centralbl. f. Bakteriol., II. Abt., 1904, Bd. 11, S. 284.

Gößl (1), Beihefte zum Botan. Centralbl., 1905, Bd. 18, S. 127.

Kunstmann (1), Über das Verhältnis zwischen Pilzernte und verbrauchter Nahrung. Leipzig. Diss. 1895.

— (2), A. a. O., S. 16.

Lieske (1), Jahrb. f. wiss. Bot., 1911, Bd. XLIX, S. 91.

— (2), A. a. O., S. 120.

— (3), A. a. O., S. 116.

Molisch (1), Die Eisenbakterien, Jena 1910.

— (2), A. a. O., S. 32.

Peklo (1), Österreich. Botan. Zeitschr., 1909, Nr. 8, S. 6.

Pfeffer (1), Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. XXVIII, S. 238.

Pulst (1), Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVII, S. 226.

— (2), A. a. O., S. 243.

— (3), A. a. O., S. 231.

Raulin, (1), Annales d. sciences nat. Bot., Ser. V, Tome XI, 1869, S. 91.

Richards (1), Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, Bd. XXX, S. 665.

— (2), A. a. O., S. 675.

— (6), A. a. O., S. 672.

Über Cytochorismus.

Bemerkung zu H. Fittings Abhandlung: Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten.

Von

Wilhelm Roux.

Fitting berichtet in seiner interessanten Abhandlung[1]) unter anderem, ich hätte den Ausdruck Cytochorismus für das Tier geprägt, um damit „Trennung von Zellen innerhalb des intakt bleibenden Organismus ohne Rücksicht auf die Mechanik der Trennung und ohne daß die Trennung gerade durch einen Lebensvorgang vermittelt zu werden brauchte“, zu bezeichnen. Das ist indes nicht zutreffend; das von ihm benutzte Referat hat ihn unrichtig informiert.

Eine solche rein deskriptive und außerdem gemeinsame Bezeichnung für aktives und passives Trennungsgeschehen würde ich nicht für zweckmäßig erachten. Ich habe dagegen an isolierten und in ein indifferentes Medium übertragenen Furchungszellen des Froscheies Anziehungswirkungen gegeneinander, flächenhafte Vereinigung, langdauernde Umordnung sowie danach Wiederaustritt von Zellen aus dem durch die drei anderen Arten des Geschehens hergestellten Zellverbande beobachtet. Wiedertrennung kam auch schon an bloß zwei Zellen vor, sogar nachdem sie sich zu „vollkommenem“, das heißt keine Furche am Rande mehr lassenden Zusammenschluß vereinigt hatten[2]). Diese Selbsttrennung von Zellen bezeichnete ich kurz als Cytochorismus; vollständiger müßte es heißen: Cytoautochorismus. Für alle diese in analytischen Ver-

---

1) Diese Jahrbücher, Bd. XLIV, 1911, S. 248.

2) Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. I, S. 44, 1894, Bd. III, S. 381, Bd. IV, S. 480, Bd. V, S. 327.

suchen erwiesenen verschiedenen „Selbstleistungen“[1]), Autoergien von Zellen erachtete und erachte ich besondere Benennungen für nötig, ließ aber das „Auto-“ der Kürze halber weg; dies war deshalb möglich, weil es sich bei den Vorgängen an Zellen für gewöhnlich um Selbstleistungen derselben handelt. Von außen her „determinierte“ Vorgänge an Zellen müssen dagegen in einer diese Besonderheit bezeichnenden Weise benannt werden. Fittings Vorschlag, „ganz allgemein als Chorismus einen Reizvorgang zu bezeichnen, durch welchen lebende Zellen ‚infolge der Aktivität eben dieser Zellen‘ voneinander isoliert werden“, enthält also, nachdem ich solche Selbstleistung ermittelt und entsprechend benannt habe, nichts Neues außer der Weglassung des Zusatzes Cyto-. Der Terminus Cytochorismus braucht in meinem Sinne nur allgemeiner in Gebrauch genommen zu werden, was wohl keines besonderen Vorschlages bedarf. Das „Selbst“, „Auto“ bedeutet nach meiner vor 30 Jahren gegebenen Definition, daß die die spezifische Art des bezüglichen Geschehens „bestimmenden“ Faktoren in dem betreffenden Gebilde selber gelegen sind (so z. B. bei der Selbstdifferenzierung, Autodifferentiatio), während dagegen die „auslösenden“ und sonstigen „realisierenden“ sowie die das typische Geschehen „alterierenden“ Faktoren von außen zugeführt werden können. Dagegen möchte ich nicht empfehlen, wenn es sich um Zellen handelt, Fittings Vorschlag zu folgen und das bezeichnende Wort Cyto- wegzulassen, weil damit die Anwendung des Wortes Chorismus auf größere Komplexe, sowie umgekehrt vielleicht auch auf später erkannte Selbsttrennung niederer lebenstätiger Gebilde (der Autokineonten, Automerizonten und Idioplassonten meiner Klassifikation) unmöglich würde.

---

1) W. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus, 1881, S. 226 oder Gesammelte Abhandl. über Entwicklungsmechanik, Bd. I, S. 405 u. f., sowie Bd. II, S. 78—84.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band L.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 3 Mk. 50 Pfg.,
für den Einzelverkauf 4 Mk. 40 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfzigster Band. Viertes Heft.
Mit 1 Textfigur.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1912

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Februar 1912.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Zur Erklärung der Blattstellung der sogen. Kompaßpflanze.

Von

Adolf Mayer.

Mit 1 Textfigur.

Unter Kompaßpflanzen versteht man bekanntlich grüne Gewächse, die ihre Blätter mehr oder weniger genau in die Meridianebene einstellen. Unter den europäischen Repräsentanten kommt für das Studium meines Wissens allein die Komposite *Lactuca scariola* in Betracht, von der durch Stahl (Jena) eine vortreffliche Monographie mit Abbildung gegeben ist, welche letztere, da sie durch keine bessere ersetzt werden kann, wir umstehend in etwas verkleinertem Maßstabe reproduzieren. Auch zur Erklärung der Erscheinung hat der Jenenser Botaniker und Pflanzenphysiologe einen wichtigen Beitrag geliefert. Im wesentlichen lautet derselbe wie folgt: „Das Licht der aufgehenden Sonne fällt bei einem Teil der in Entstehung begriffenen Blätter auf die Rückseite, bei einem anderen unter mehr oder minder spitzem Winkel auf die Vorderseite. Diese letzteren Blätter werden die notwendigen Krümmungen resp. Torsionen ausführen, bis sie mit ihrer Oberseite senkrecht zum Sonnenlichte stehen. Bald nimmt aber infolge der starken Beleuchtung und der gesteigerten Transpiration die Wachstumsintensität und mit ihr die Fähigkeit, heliotropische Bewegungen

---

1) Andere Pflanzen, wie *Aplopappus rubiginosus*, *Lactuca saligna* und *viminea* und *Chondrilla juncea* zeigen die Erscheinung in minder vollkommener Weise, und die amerikanische Kompaßpflanze *Silphium laciniatum* ist wegen ihrer großen, nicht regelmäßig eingepflanzten Blätter wenig zu Versuchen geeignet.

2) Stahl, Über sogenannte Kompaßpflanzen, 1883, S. 10. Vgl. Hansgirg, Phyllobiologie, 1903, S. 144.

auszuführen, ab: die Blätter verharren in der eingenommenen Stellung. Gegen Abend, wo die Wachstumsbedingungen wieder günstiger werden, nehmen dann die in der Knospenlage nach Westen schauenden Blätter die Senkrechtstellung zum Lichte der untergehenden Sonne ein". Mit dieser Erläuterung ist sicher ein großer Schritt getan, um zu einer befriedigenden Einsicht in das auf den ersten Anblick so befremdende Phänomen zu gelangen. Doch bleibt noch ein und der andere dunkle Punkt, den ich experimentell zu erläutern versucht habe.



Fig. 1.

Als solche dunklen Punkte möchte ich namhaft machen:

1. Nach dem Stahlschen Erklärungsversuche sollte man meinen, daß die Ost- und Westblätter einfach durch eine Biegung nach oben ihre Meridianstellung erreichen müßten. Eine Torsion des Blattstengels scheint bei ihnen unnötig zur Erlangung des Resultats.–Dies entspricht aber nicht völlig den Tatsachen. Auch die Stengel der rein östlich oder westlich inserierten Blätter werden nicht nach der Stengelachse zugebogen, sondern mehr oder weniger um die eigene Achse gewunden und weichen infolgedessen seitlich aus, so daß sie nicht etwa gegen die Stengelachse klappen, sondern einen Schiefstand nach Süden oder nach Norden zu einnehmen,

bis der Winkel erreicht wird, der überhaupt für ein Blatt von derselben Etage auch in der nicht durch das Licht orientierten Stellung, also z. B. für die bloß im diffusen Lichte erzogenen Pflanzen charakteristisch ist. Dies ist von mir in zahlreichen Beobachtungen an wild gewachsenen oder gehegten Pflanzen deutlich beobachtet worden und auch an der Zeichnung von Stahl, z. B. an Blatt 2, 6, 7, 11 von unten sehr wohl erkenntlich. Biegung des Blattstengels ohne Torsion kommt überhaupt nicht regelmäßig vor.

2. Wenn die Stahlsche Erklärungsweise erschöpfend wäre, sollte man erwarten, daß an einer Ost- oder Westwand stehende Pflanzen die Meridianstellung, wenn auch langsamer, aber in der gleichen Vollkommenheit wie freistehende Pflanzen zeigen müßten. Dies ist aber nach meiner Erfahrung nicht der Fall. Stahl gibt an: „Pflanzen, die nur in den Morgenstunden von der Sonne beschienen werden, stellen ihre Blätter senkrecht auf die Strahlen der Morgensonne. Diese Beschreibung erscheint zunächst nicht ganz durchsichtig, da eine wirkliche Senkrechtstellung bei den östlich inserierten Blättern, für welche doch diese Behauptung in erster Linie gilt, überhaupt nicht angeht, ohne die Unterseite ein wenig nach oben zu kehren. Ein solches Überschreiten der Meridianebene, ein förmliches Umkippen wird aber niemals beobachtet. —

Ich selber habe, wie gesagt, weder diese Erscheinung, noch gut ausgeprägte Torsionen bei östlich oder westlich exponierten Pflanzen bemerkt, doch sind solche Versuche nicht in erschöpfender Anzahl unternommen worden. Entscheidender sind daher für mich in dieser Beziehung zahlreiche Versuche, die ich so angestellt habe, daß ich Pflanzen in Töpfen geradestehend oder aus leicht ersichtlichen Gründen mit der Achse nach dem Nordpol gerichtet, so nach der Sonne von Stunde zu Stunde gedreht habe, daß diese sie wesentlich immer nur von einer Seite beschien. Nach der Stahlschen Erklärungsweise hätte man erwarten sollen, daß sich auch Blätter solcher Pflanzen (wenigstens die meist exponierten Blätter) senkrecht auf den Strahl des einfallenden Lichtes einstellen würden, was aber nicht der Fall war. Und auch Torsionen wurden hierbei so gut wie keine wahrgenommen. —

Meine eigenen, im Laufe der Darstellung zu beschreibenden Beobachtungen lassen sich am besten erklären durch die folgende Hypothese, die davon Ausgang nimmt, daß in allen Fällen der Orientierung nach der Meridianebene Drehung des Blattstiels stattfindet.

Die Torsion kommt nur zustande, wenn ein Blatt von beiden Seiten ungleich lang der Sonnenbestrahlung ausgesetzt ist, und findet stets in einem Sinne statt, diese Ungleichheit zu vermindern. Dies wird bei der gewöhnlichen dreiseitigen Bestrahlung erreicht, wenn das Blatt sich in die Meridianebene einstellt. Ostsonne und Westsonne aber wirken am kräftigsten, das Blatt in diese Stellung zu zwingen.

Die Hypothese erscheint durchaus rationell. Denn wenn eine Bestrahlung auf der einen Blattseite größer ist als auf der anderen, bleibt nach Abzug beider voneinander ein Rest von bewegender Kraft über, der eben für das Zustandekommen der Bewegung in Anspruch genommen wird. Und daß es durch die Wirkung dieser Kraft zu einer Drehung und nicht bloß zu einer Beugung des Blattes kommt, kann so erklärt werden, daß eben die Kräfte auf Vorder- und Hinterseite nicht gleichzeitig wirken, somit ihren Ansatzpunkt (wegen der Verschiebung des sich streckenden Gewebeteiles) nicht genau an derselben Stelle haben werden[1]).

---

1) Man könnte sich auch leiten lassen durch folgende Argumentation, die wenigstens im wesentlichen keine weiteren hpyothetischen Unterstellungen in Anspruch nimmt, als die für den negativen Heliotropismus der Blattstiele ohnehin notwendig ist, nämlich das stärkere Wachstum der dem Lichte zugekehrten Seite. —

Wenn nämlich die Blätter irgend eine andere Stellung einnehmen als die rein öst- oder westliche, muß notwendig, wenn sie z. B. auf der Ostseite stehen, die eine Kante des Blattstiels, resp. die eine Hälfte des Blattes dem Morgenlichte mehr zugekehrt sein als die andere, und je mehr die Stellung sich der rein südlichen oder nördlichen nähert, sogar die andere dem Lichte abgekehrte Seite beschatten. Hierdurch allein würde nun freilich nur eine seitliche Krümmung der Blattachse erfolgen, aber keine Torsion. Nun kommt aber nach der Morgensonne die Mittagsonne, die auf die Südblätter keinen Einfluß hat, weil die Blätter, bei dem Hochstande jener, gerade auf sie zu wachsen, und welche auch bei den Nordblättern wenigstens nur eine Krümmung aber keine Torsion veranlassen könnte, und dann die Westsonne, die gerade die entgegengesetzte Seite des Blattes und des Stengels trifft, so daß nun das Gesamtresultat von Ost- oder Westsonne, die Wiederausgleichung der durch die entgegengesetzte Stellung erlangten Krümmung zu sein scheint. Nun braucht man aber nur daran zu denken, und, wenn man es nicht weiß, nur einen Pfropfenzieher, an dessen Form der Blattstiel eines gedrehten Blattes der Kompaßpflanze stark erinnert, mit einiger Aufmerksamkeit zu betrachten, um dessen inne zu werden, daß eine schraubig gedrehte Fläche dadurch charakterisiert ist, daß die äußeren Ränder länger sind als die Mittellinie, gleichwie man ja auch, eine Wendeltreppe dicht an der Außenwand ersteigend, einen längeren und darum weniger steilen Weg macht, als wenn man sich mehr nach der Mitte hält.

Die durch die Ostsonne bewirkte Biegung wird also durch die Westsonne nur ausgeglichen werden können, wenn die Beschleunigung des Wachstums einer Kante durch die

Nehmen wir z. B. ein Blatt, das auf der Nordostseite des Stengels angewachsen ist, so wird ein solches morgens von 3—6 Uhr auf der Rückseite bestrahlt, von 6—6 Uhr abends auf der Vorderseite und von 6—9 Uhr abends auf der Rückseite. Macht zusammen 12 Stunden von vorne und 6 von hinten. Die Bedingung zur Drehung ist erfüllt, und der Sinn der Drehung muß sein in der Richtung eines Uhrzeigers, bis die Süd-Nordstellung erreicht ist. — Oder ein Blatt sei südöstlich inseriert. Bestrahlung von 3 Uhr morgens bis 3 Uhr nachmittags von der Rückseite und von da bis 9 Uhr abends von der Vorderseite. Es muß negative Drehung — im umgekehrten Sinne des Zeigers einer Uhr — stattfinden, bis die Süd-Nordstellung erreicht ist. —

Die auf der Nord- und auf der Südseite des Stengels eingepflanzten Blätter genießen der größten Ungleichheit der Bestrahlung. Die ersten werden beinahe nur auf der Vorderseite bestrahlt, die letzteren wenigstens bei steiler Blattstellung, wie sie den jungen Blättern im Anfang der Reaktion eigentümlich ist, beinahe nur auf der Rückseite und lediglich bei einer Blattstellung im stumpfen Winkel und bei sehr hochstehender Sonne zur Zeit der längsten Tage auf der Vorderseite, aber dann auch einseitig auf dieser (Vorderseite) allein. Hier sind also die Bedingungen zur Torsion in ausgedehntestem Maße vorhanden, aber die Richtung derselben bleibt unbestimmt, da die Torsionsarbeit in beiden Richtungen die gleiche ist. Somit ist der Zufall entscheidend; eine kleine zufällige Neigung des Blattes, Mithilfe des Windes, Beschattung durch benachbarte Pflanzen oder Gegenstände, Ungleichheit der Beleuchtung am Morgen und am Abend oder durch Bewölkung sind dann ohne Zweifel bestimmend für die Richtung, die so gewählt wird, daß die endgültige Stellung mit dem kleinsten Aufwand an Arbeit erreicht wird. Die Umstände sind aber meist zu verwickelt, oder es bleiben einige Unbekannte, um die Richtung in allen Fällen voraussagen zu können, resp. die vorhandene zu erklären. Aber die Tatsachen

---

Belichtung genau so groß ist, wie die Verzögerung im umgekehrten Falle. Bleibt aber in beiden Fällen das Wachstum des Blattstiels und der demselben nahe gelegenen Partie beinahe ebenso stark zurück — und dies ist ohnedies theoretisch einleuchtend — wie die entgegengesetzte, so muß, da die Mitte in beiden Fällen im Nachteil ist, die pfropfenzieherartige Drehung die Folge sein, und zwar muß die Drehung solange fortgehen, bis die Meridianstellung erreicht ist, denn dann ist der Einfluß der Ost- und Westsonne gleich, während die Südsonne das Blatt überhaupt nur streift. — Nach längerer Überlegung habe ich mich aber der im Texte erläuterten Erklärungsweise zugewendet. —

stimmen wenigstens insofern vortrefflich, daß, wie auch die Stahlsche Abbildung beweist, die Drehungen in verschiedenen Richtungen statthaben, + oder —, mit dem Zeiger einer Uhr oder in der entgegengesetzten Richtung. —

Ich besitze zahlreiche Belege dafür, und die einfachste Beobachtung genügt, dieselben zu vermehren, daß diese Richtung der Torsion bei den Blättern einer und derselben Pflanze verschieden und also nicht wie bei der der meisten Schlingpflanzen eine angeborene Eigenschaft ist, wodurch zugleich erhellt, daß sie auch nicht mit der rechts oder links gerichteten Schraubenlinie des Blattstandes im Zusammenhang steht. So stellte ich im Sommer (23. Juli 1909) bei einer recht gut in der Meridianebene orientierten, freistehenden Pflanze von 13 Blättern — wovon nur 3 nicht tordiert — die folgenden Verhältnisse fest:

	Insertion:	Torsion:
Blatt 1	SW	—
„ 2	O	0
„ 3	NW	—
„ 4	SSO	+
„ 5	NNO	+
„ 6	SW	—
„ 7	O	—
„ 8	NW	—
„ 9	SSO	+
„ 10	SSW	0
„ 11	SW	0
„ 12	O	—
„ 13	NW	+

Die Divergenz der Blattstellung entspricht, wie man sieht, mehr dem Bruche 2/5, was aber nicht sehr von der Angabe Stahls: 3/8 abweicht. Winkel 144° gegenüber 135°. Hier stehen also sechs negative Windungen von Blattstielen vier positiven gegenüber, und Blätter, die genau übereinanderstehen, zeigen meist Windungen in demselben Sinne.

Die nach Osten eingepflanzten Blätter endlich genießen von von 3 Uhr morgens bis 12 Uhr die Vorderbestrahlung, von 12 bis 9 Uhr abends die Rückenbestrahlung, und bei den westlich eingepflanzten ist es umgekehrt. Hier ist eine Gleichung vorhanden in bezug auf die horizontalen Himmelsrichtungen, und eine Torsion dürfte nicht stattfinden, findet auch tatsächlich nicht statt, wenn

man nur die Blattspreiten in Betracht zieht, die bei oberflächlicher Betrachtung einfach um eine Horizontalachse in die Vertikalebene Süd-Nord nach oben gebogen erscheinen. Dennoch hat auch hier eine Drehung des Blattstengels um die eigene Achse statt, die darauf beruht, daß das Blatt den ihm durch das morphologische Gesetz angewiesenen Winkel an der Hauptachse beibehält. Dies kann aber gleichzeitig mit der Einstellung des Blattes in die Vertikalebene nur geschehen durch eine Torsion des Stengels.

Die Erklärung dieser leichter der Aufmerksamkeit entgehenden Torsion kann aber offenbar aus dem gleichen Gesichtspunkte wie für die erst besprochenen Fälle gegeben werden, wenn man die naheliegende (ergänzende und keineswegs modifizierende) Annahme macht, daß die den Stunden nach gleich lange, aber wegen des sehr ungleichen Bestrahlungswinkels sehr ungleich intensive Beleuchtung der Ost- und der Westblätter eine Bewegung bewerkstelligen wird. Und sollte es sich bei dieser Bewegung auch nur um eine heliotropische Beugung der Blätter nach oben zu handeln, so folgt auch in diesem Falle aus dieser Beugung[1]) und der gleichzeitigen Befolgung des morphologischen Gesetzes eines bestimmten Blattwinkels die Notwendigkeit der Torsion. Diese wäre dann gewissermaßen ein Resultat zweier Biegungen, die, wiederum an verschiedenen Punkten ansetzend, eine Drehung hervorbringen müssen. Zugleich wäre dies ein interessantes Beispiel einer Kombination einer rein mechanisch zu erklärenden Erscheinung mit einer übermaschinellen[2]) nach den Prinzipien der Mechanik, wenn nicht die Blattstellung selber sich aus dem positiven Geotropismus hinreichend erklären läßt, was, da gerade die Blätter der Kompaßpflanze demselben in starkem Maße unterworfen sind[3]), nicht zu den Unmöglichkeiten gerechnet werden dürfte. In diesem Falle wäre die Torsion als eine aus negativem Heliotropismus und positivem Geotropismus resultierende Bewegung zu fassen, welche beiden Kräfte, wenn sie

---

1) Das Stattfinden einer solchen Beugung ist durch mehrere Versuche bewiesen, bei denen eine Torsion wegen der einseitigen Beleuchtung immer von derselben Seite (durch Drehung der Töpfe in der oben beschriebenen Weise) nicht stattfinden konnte.

2) Im Sinne von Uexküll. Vgl. dessen „Die Umwelt und Innenwelt der Tiere“, 1909.

3) Beim Experimentieren mit der Pflanze hat man fortwährend mit geotropischen Erscheinungen zu tun. So z. B. ändert sich die Blattstellung bei Pflanzen, die man der unteren Blätter beraubte, sehr stark, durch eine Beugung der stehengebliebenen Blätter nach unten, was stark an die Bewegung der Seitensprosse bei der Tanne nach Entfernung des Mittelsprosses (Waldhornbildung) erinnert. —

nur an verschiedenen Teilen des Blattes ansetzen, ja notwendig zu einer drehenden Bewegung führen müssen. —

Aber warum zeigen Pflanzen, die so nach der Sonne gedreht werden, daß sie immer Licht von derselben Seite empfangen, keine ausgesprochene Torsion? Hier ist doch die Bedingung, die wir in unserer Hypothese gestellt haben, erfüllt, und empfangen die beiden Seiten eines und desselben Blattes höchst ungleiche Mengen von Licht, nämlich auf der der Sonne abgekehrten Seite gar keines, so daß hier die Differenz die maximale Größe, nämlich die des Minuenden erreicht. —

Um diese Frage zu beantworten, muß man neben der eigentlichen Formulierung die nähere Erklärung, die wir von unserer Hypothese gegeben haben, berücksichtigen. Zum Eintritt einer Torsion gehören prinzipiell immer wenigstens zwei Kräfte, von denen die eine an einem etwas anderen Punkte einsetzt als die andere, und diese Bedingung ist bei der einseitigen Beleuchtung nicht erfüllt. Daher kommt es unter diesen Umständen wesentlich nur zu Beugungs-, nicht aber zu Torsionserscheinungen. Die ersteren aber werden tatsächlich beobachtet.

Sehr stark begünstigt wird die eben entwickelte Vorstellung durch einige Versuche, die zunächst mehr aus methodischen Gründen angestellt wurden, die aber auch für die Erklärung selber Bedeutung haben. Wenn sich nämlich die Tage dem Herbste nähern, oder auch, wenn man im Hochsommer wegen der Lokalität, über die man verfügt, nur einen beschränkten Teil des Himmelsgewölbes benutzen kann, so kann man sich offenbar dadurch helfen, daß man die für die Torsion nachweislich unwirksame mittlere Position, die unter gewöhnlichen Umständen durch die Südsonne gegeben ist, ganz ausschaltet, diese freilich dennoch benutzt, aber nur, indem man sie — in bezug auf die Pflanze — von rechts oder von links einfallen läßt und nur dafür sorgt, daß diese Rechts- und Linksstrahlung nach der Anzahl der Stunden einander das Gleichgewicht halten. Ich habe dies dadurch zu erreichen versucht, daß ich Topfpflanzen von 8 Uhr morgens bis 1 Uhr nachmittags in einem gewissen und während dieser Zeit unbeweglichen Stande der Sonne exponierte, dann diese Pflanzen plötzlich um 90° dem Laufe der Sonne entgegen drehte und sie von 1—6 Uhr in dieser neuen Stellung exponierte. Durch diese Art der Versuchsführung wirkt die Südostsonne gleich wie im Hochsommer und bei allseitig freiem Himmel die Ostsonne, die Südwestsonne gleich der West-

sonne und die Südsonne ist — nicht faktisch, im Gegenteile, da sie vielmehr gerade die Hauptwirkung tut — aber in bezug auf die Position der Pflanze zur Sonne ausgeschaltet. Auch mit Spiegeln könnte man arbeiten, wobei dann eine jede Bestrahlung tordierend wirken müßte. Nur wird dabei das nacheinander in gleichzeitig miteinander verwandelt, wovon man nicht weiß (ja nach der von uns gewählten Erklärungsweise argwöhnen muß, daß dies nicht der Fall ist), ob dies dieselbe Wirkung tut, und auch in bezug auf die Intensität und die genaue Richtung der gespiegelten Strahlen bieten sich nicht unerhebliche Schwierigkeiten. —

Die von mir gewählte Versuchsanstellung dient aber nicht bloß der Methode, sie hat auch den Vorteil, daß noch eine prinzipielle Frage durch dieselbe beantwortet werden kann, nämlich die nach der spezifischen heliotropischen Qualität der Strahlen verschiedener Himmelsgegenden. Man konnte ja daran denken, daß die Ost- und Westsonne wegen der dickeren Luftschicht, die dieselbe durchdringen muß, gewisser Strahlen, die für heliotropische Wirkung in Betracht kommen könnten, (durch Absorption) beraubt sein könnte. Gerade die stark brechbaren, denen wir eine solche Wirkung zuschreiben, werden bekanntlich stark absorbiert, und es gibt zudem nach unseren neueren Einsichten in die Vielheit der Strahlengattungen so manche, die noch nicht einmal experimentell in dieser Richtung untersucht sind, daß einige Skepsis in die Unveränderlichkeit der jetzt bestehenden Annahmen hier wohl am Platze ist. —

Ich teile hier ein Versuchsresultat aus dem Spätsommer des Jahres 1911 mit: Eine Pflanze, die die letzten Wochen ganz im Schatten verweilt und bis dahin keine Torsionserscheinungen gezeigt hatte, wurde in der eben beschriebenen Weise — bei gutem sonnenhellen Wetter während beinahe der ganzen Versuchszeit — vom 28. August an wochenlang exponiert. —

Am 30. August wurde der Eintritt von deutlicher Torsion an einigen Blättern wahrgenommen. Am 4. Sept. wurden Messungen vorgenommen, welche ergaben:

Blatt Nr.	Insertion	Torsion	Die Blattfläche ist orientiert nach (bezogen auf die Morgenstellung):
8 von oben	S	— 90°	SSW—NNO
7	NO	— 90°	SW—NO
6	WSW	+ 80°	WSW—ONO
5	OSW	+ 20°	noch geneigt gegen
4	NNW	— 20°	den Horizont

Blatt Nr.	Insertion	Torsion	Die Blattfläche ist orientiert nach (bezogen auf die Morgenstellung):
3	SSW	— 40°	annähernd SSW—NNO
2	ONO	— 80°	WSW-ONO
1	NW	+ 80°	WSW—ONO

Seitdem sind noch vier kleinere Blätter nachgewachsen, die noch aufrecht stehen und keine Torsion zeigen. —

Eine Woche später wurde wieder eine Messung vorgenommen:

Blatt Nr. (dieselb. Nummern beibeh.)	Insertion	Torsion	Die Blattfläche orientiert nach:
8 von oben	S	— 80°	S—N
7	NO	— 90°	SSW—NNO
6	WSW	+ 90°	WSW-ONO
5	OSO	+ 20°	geneigt gegen Horizont
4	NNW	— 20°	„ „ „
3	SSW	— 80°	SSW—NNO
2	ONO	— 80°	WSW—ONO
1	WNW	+ 80°	W

Die jungen Blätter sind noch wenig gewunden. —

Hieraus ergibt sich:

1. daß die Reaktionsfähigkeit erst in einem gewissen Stadium der Entwicklung beginnt, etwa am 5. jüngsten Blatt. Doch ist das natürlich einigermaßen variabel und von der Raschheit der Entwicklung abhängig;

2. daß die einmal erlangte Stellung später ziemlich unverändert bleibt. Daher ist an der Pflanze die ganze Geschichte des Wetters nachträglich abzulesen. (Daß Blatt 5 und 4 wenig reagieren, liegt vermutlich auch an vermindertem Sonnenschein in der Zeit ihrer größten Reaktionsfähigkeit. Wenigstens zeigen gleichzeitig ebenso behandelte Pflanzen ähnliche Unregelmäßigkeiten);

3. daß die Blätter in diesen Versuchen sich einstellten nicht nach Süd-Nord, sondern im Mittel nach Südwest-Nordost, resp. nach der Drehung um 90° (Nachmittagsstellung) nach Südost-Nordwest, ganz entsprechend unserer Voraussetzung, daß die Meridianebene nur die Folge ist eines Kompromisses verschiedener Kräfte (die nur unter gewöhnlichen Umständen die Ost- und die Westsonne sind), aber mit der willkürlichen Änderung dieser Voraussetzung sich sehr deutlich verschiebt und zwar in der Richtung und in dem Grade, wie dies theoretisch vorauszusehen war. Deshalb

ist die Blattebene auch in Wirklichkeit keineswegs immer Süd-Nord. Große Aussicht dazu ist allerdings in der flachen Prairie. Hier in Heidelberg ist es aber gewöhnlich SSW-NNO, da die Ostsonne durch die im Osten liegenden Berge einige Morgenstunden an der Wirksamkeit verhindert wird.

Es ist genau damit, wie mit der Blattstellung der das intensive Licht suchenden diaheliotropischen Blätter der meisten Pflanzen, die auch nicht immer nach Süden, sondern je nach der Lokalität etwas abweichend nach dem stärksten Sonnen- oder (nach Wiesner) zerstreuten Lichte mit ihrer Fläche gerichtet sind.

Außerdem beweisen die Versuche vielleicht, daß es nicht so sehr auf die Lichtqualität aus den verschiedenen Himmelsrichtungen ankommt, und methodologisch, daß man auch bei beschränkter Sonne über die in Rede stehende Erscheinung arbeiten kann, wenn man nur Drehungen der ganzen Pflanzen vornimmt in einem Sinne, wie er sich aus dem eben beschriebenen Versuche ergibt.

Was nun den Zweck oder den Nutzen der Erscheinung angeht, so komme ich vorläufig zu folgendem Resultate:

Der Vorteil, der dadurch erreicht wird, dürfte sein, die längst dauernde Bestrahlung zu erzielen bei Vermeidung einer zu großen Intensität, die nur die Erreichung von — für den Assimilationsakt — ungünstigeren Temperaturen zur Folge haben würde[1]). Und zumal gilt dies bei starren Pflanzen, die nicht durch bleibende oder gar tägliche Orientierung die günstigste Stellung erreichen können. Ähnlich wie, um einige ähnliche Fälle zum Vergleiche heranzuziehen, die Schattenpflanzen, die bei ihren der Assimilation ungünstigen Standorten durch eine kleine Atmung wieder gut machen müssen, was ihnen in dem Kampf ums Dasein an raschem Erwerb von Kohlenstoff fehlt; ähnlich wie die Fettpflanzen, die wegen ihrer schwachen Diffusion nur schwierig Kohlensäure aufnehmen und dafür durch eine unvollkommene Atmung bei dieser ein Produkt erzeugen, das wieder, ohne der Pflanze zur Nachtzeit entfliehen

1) Bei amerikanischen Kompaßpflanzen könnte man auch daran denken, daß eine in der Meridianebene flache Pflanze den dort herrschenden Winden den geringsten Widerstand darbieten würde. Aber es erscheint mir als eine unzulässige Teleologie, eine Naturkraft für die Abwehr einer ganz anderen in Anspruch zu nehmen, nicht weil so etwas überhaupt unmöglich wäre, sondern weil die natürliche Entwicklung einer derartigen Abhängigkeit zu unwahrscheinlich ist. Eine andere Hypothese: Sicherung gegen Hagelschlag gehört bereits der Geschichte an. Sie stammt von Delpino. Vgl. Hansgirg, Phyllobiologie, 1903, S. 144.

zu können, der Ausgangspunkt wird zu einer erneuten Produktion[1]); ebenso richten sich die starren und wenig blattreichen Kompaßpflanzen in einer Weise nach dem Sonnenlichte, die ihnen ein Maximum von Ausnützung des Lichtes verbürgt. Starr und wenig blattreich zu sein, ist aber für diese Pflanzen andererseits ein Vorteil, da sie echte Lichtpflanzen — Schuttpflanzen oder Prairiepflanzen — sind, die bei der großen Lichtfülle, der sie exponiert sind auch dem Winde widerstehen müssen. Bei anderen, mehr krautigen Gewächsen, die ihre Blätter zudem einem schon geschwächten Lichte gegenüber nahe in die günstigste Position bringen können, ist die Maximalproduktion für jedes einzelne Blatt nicht möglich, da eines das andere seitlich beschattet, aber auch minder wichtig, wenn die Pflanze nur insgesamt eine große Menge von organischer Substanz erzeugt. Ein stark beschattetes Blatt, das mehr veratmet, als produziert, mag hier immerhin zugrunde gehen. Es bleiben genug andere übrig, die an seiner Statt dem Gesamtorganismus Assimilate zuführen. Bei vereinzelt stehenden und stark verholzten Blättern, die dafür aber der Trockenheit gut widerstehen, ist es anders.

Die aufgestellte Behauptung aber, daß eine Blattfläche in der Meridianebene die längstdauernde Belichtung genießt, ist unmittelbar einzusehen. Denn bei einer solchen, wenn sie wirklich starr ist, passiert die Sonne nur einmal, um 12 Uhr mittags, den Punkt, wo der Sinus des Einfallswinkels — das Maß der Intensität des Lichts — gleich Null wird, während bei einer Ostweststellung dieser Fall zweimal am Tage eintreten würde, wofür überdies in dieser letzten Position selbst an den Polen nicht allzufern liegenden Gegenden[2]) die Intensiät des Gesamtlichtes geringer ist, und dazu

---

1) Ich wähle diese Beispiele, weil ich über dieselben selbst gearbeitet habe. Vgl. Landw. Versuchsst. 18, S. 410, 21, S. 277, 1887, S. 127. Verslagen en mededeelingen d. Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam, (3) IX.

2) Nur an den Polen würden die mittleren Intensitäten gleich sein. — In den Tropen ist es anders. Dort würde die Südnordstellung eine sehr viel geringere Beleuchtungsintensität gewähren, mit welchem Umstand bei der Erbauung der Tropenhäuser, die alle nach Ost-West sich erstrecken und die Front nach Süd und Nord kehren, bekanntlich gerechnet wird. Aus den Tropen sind uns freilich meines Wissens bislang keine Kompaßpflanzen bekannt. Aber dort herrscht ja auch nicht die Prairie, sondern der Tropenwald. Bemerkenswert ist immerhin, daß der Verbreitungsbezirk der amerikanischen Kompaßpflanze wesentlich südlich von 45° ist (Wiskonsin bis Texas). Diese Frage spielt auch eine Rolle bei der Anlage der sogen. Wellenbeete, und in der Tat lehrt hier der an der Gartenbauschule zu Dahlem angestellte Versuch, daß hier die Meridianstellung die größere Produktion gibt. Vgl. Prometheus, 1911, Nr. 49.

mit einer schlechteren Verteilung dieser Intensität. Dies gilt aber namentlich für eine Pflanze, der eine große Intensität gerade zur Zeit, wo die Sonne ohnehin die größte Kraft hat, nachteilig sein könnte. Eine solche Pflanze ist aber die *Lactuca scariola* aus dem eben angeführten Grunde und zeigt es überdies direkt durch ihren stark entwickelten negativen Heliotropismus. —

Auf diese Weise wird es ja auch wohl erklärlich, was sonst einiges Kopfzerbrechen machen könnte, daß eine Erscheinung, die eine so einfache Erklärung zuläßt, nicht allgemeiner gefunden wird.

Zwar hat sich ja nach den Mitteilungen von Stahl bereits die Anzahl von Pflanzen, die wenigstens Anfänge der Kompaßstellung ihrer Blätter zeigen, schon etwas vermehrt. Aber befremdend bleibt es doch, daß es nach unserem bisherigen Wissen in der alten und in der neuen Welt nur je eine typische Kompaßpflanze gibt, bei der man nicht nach der Erscheinung zu suchen braucht, bei denen vielmehr umgekehrt die Erscheinung so stark ins Auge fällt, daß wir nach einer Erklärung derselben suchen. Dieses Befremden wird aber sehr wesentlich gemildert, wenn wir nicht den Nutzen der Kompaßstellung in dem Schutz gegen die lebensgefährliche Hitze der Sonne, sondern in einer völligeren Ausnützung des vorhandenen Lichts zu suchen anfangen. Des Schutzes gegen Sonnenbrand bedürfen gar viele Pflanzen; aber eine möglichst große Ausnützung des Lichts gerade auf diese besondere Weise anzustreben, liegt nur Pflanzen ob, die dieses Ziel nicht durch dichten Blattstand und eine reiche Belaubung und durch eine heliotropische Beweglichkeit ihrer Blattspreiten erreichen können. Es ist dies ein besonderer Fall, für den eine besondere Organisation dann doch weniger auffällig erscheint. —

Als ich noch mehr an den Schaden durch Hitze dachte, habe ich die Wärmeempfindlichkeit der *Lactuca scariola* experimentell zu prüfen versucht.

Ich fand nun zwar in vergleichenden Versuchen die Blätter der Kompaßpflanze ziemlich empfindlich gegen höhere Temperaturen. Schon bei 53° in Wasser, langsam erhitzt, zeigen die Blätter erhebliche Schädigungen, während *Sedum album* diese Temperatur, die nachgewiesenerweise im Freien von Pflanzenorganen öfters erreicht wird, gut übersteht. Auch die gemeine Melde, eine echte Schuttpflanze, zeigte sich höheren Temperaturen gegenüber widerstandsfähiger. Einige Gewächse ertragen also etwas höhere Temperaturen; andere, namentlich krautartige, wie z. B. Brennessel, sind aber nach meinen Versuchen ziemlich empfindlich — namentlich

in ihren jüngeren Teilen —, und die Unterschiede erscheinen mir überhaupt nicht bedeutend genug, um darauf die Theorie des Hitzeschadens und seines Vermeidens zu begründen. Dazu habe ich in dem furchtbar heißen Sommer 1911, mit 36° C im Schatten, keine eigentlichen Hitzschäden an völlig der Sonne ausgesetzten und nur unvollkommenen oder gar nicht orientierten Kompaßpflanzen wahrgenommen, wohl dürre Blätter infolge des Wassermangels.

Dagegen erscheint mir sehr plausibel, daß gerade die *Lactuca scariola*, die unter den krautartigen Pflanzen sozusagen das starre System vertritt, dieses bloße Gerippe einer Pflanze, auf eine möglichste Ausnützung des Lichts bedacht sein muß, um auf ihrem dürren Standorte eine genügende Anzahl von geflügeltem Samen zu erzeugen, die die Fortdauer ihres Geschlechtes auf noch unbesiedeltem Schutterrain in der Konkurrenz mit anderen Pflanzen zu verbürgen. Die gewöhnliche Weise, durch die Darbietung der Blattfläche senkrecht zum Lichte möglichst viel von diesem aufzufangen, läßt hier im Stiche, nicht allein, weil die hierzu nötige Beweglichkeit nicht vorhanden ist, sondern wäre auch nachteilig, weil auf diese Weise höhere Temperaturen erreicht werden würden, die aber nicht so sehr bedenklich sind als Tötungstemperaturen, sondern weil dabei das Optimum der Assimilation, das doch wohl nicht über 40° gesucht werden darf, überschritten und zugleich die Atmung, deren große, mit der Temperatur proportional schreitende Zunahme[1]) schließlich die Produktion von organischer Substanz illusorisch macht, ganz enorm gesteigert wird. Es kommen also hier zwar die hohen Insolationstemperaturen gar sehr in Betracht, aber nicht als perniziöse Instanzen, sondern nur als für das Hauptgeschäft der Pflanze ungünstige Faktoren[2]). — Daneben wird freilich auch daran zu denken sein, daß eine Blattstellung, die dem stärksten Lichte die hohe Kante darbietet, auch in bezug auf die Einschränkung der Transpiration die günstigere ist. Dieser Gesichtspunkt ist ja allgemein bekannt und auch in bezug auf die *Eucalyptus*-Bäume des trockenen Australiens anerkannt. — So wird er

1) Vgl. Adolf Mayer, Landwirtsch. Versuchsst., 19, S. 340; auch Lehrbuch der Agrikulturchemie, 1905, S. 112.

2) Hier wäre auch an Beziehungen zu denken zwischen Luxuskonsumtion bei hoher Temperatur — infolge gesteigerter Atmung — und negativem Heliotropismus. Der von der Sonne stärkst beschienene Pflanzenteil muß infolgedessen am langsamsten wachsen. Dies ist eine Beziehung, auf die in der Pflanzenphysiologie bisher wohl zu wenig geachtet wurde.

auch für Schutt- und Prairiepflanzen von gleichfalls trockenem Standorte gelten dürfen. Bei ihnen ist die Versorgung mit mineralischen Substanzen, wozu die Transpiration in erster Linie dient, nicht so wichtig, ja muß oft im Gegenteil in seinem Übermaße verhindert werden. Hierbei ist aber noch insbesondere zu berücksichtigen, daß auch durch die Verhütung der Trockenheit dem Blatte jene hohen Temperaturen erspart bleiben, die wir soeben noch aus anderen Gründen als ungünstig für hohe Produktionen von organischer Substanz erkannt haben.

Im wesentlichen deckt sich die Stahlsche Vorstellung von dem Nutzen der Erscheinung mit der meinen. Aber jene ist noch weniger deutlich ausgearbeitet. Stahl nennt als Vorteile: „Geringerer Wasserverlust durch Transpiration, Milderung des zu intensiven Sonnenlichtes", wobei aber undeutlich bleibt, worin der Schaden der zu großen Intensität liegen kann. Ich habe zunächst an der Hand von dieser Beschreibung an zu große Hitze gedacht, um aber auf Grund von meiner in dieser Beziehung ziemlich negativen Erfahrung bei dem Schaden durch nutzlos gesteigerte Atmung anzulanden.

Außer meinen Versuchsresultaten, die zu den eben dargelegten Anschauungen zu nötigen scheinen, möchte ich dann noch kurz einige andere anführen, die später verlassenen Versuchshypothesen dienen sollten, dennoch aber auf Mitteilung einen gewissen Anspruch erheben können, da deren Kenntnis anderen Untersuchern vielleicht Mühe sparen wird:

1. Von oben beleuchtete, mit der Pflanzenachse auf die Sonne gerichtete Pflanzen behalten lange den Rosettenhabitus bei und schießen schwer in den Stengel, während die Blätter wenig Breitenwachstum zeigen, die Mittelrippe stark entwickeln, kraus werden, an den Boden gedrückt bleiben, aber keine eigentliche Torsion zeigen. —

2. Entfernt man in der empfindlichen Periode die eine Seite eines Blattes bis zum Blattstiel, so tritt nach einigen Tagen eine scharfe Biegung der Blattachse ein, so daß der Blattstummel eine halbmondförmige Gestalt erhält. Der Blattstiel steht dann auf der konkaven Seite. —

3. Abgeschnittene Stengel der *Lactuca scariola* eignen sich nicht sonderlich zu Versuchen, da diese länger dauern als das normale Leben solcher Stengel, doch sind auch bei ihnen nachträglich eintretende Torsionen der Blattstiele mit leichter Mühe nachweisbar.

4. Endlich habe ich noch Versuche gemacht über den Einfluß der Trockenheit (Nicht-Begießens) auf die Pflanze, wobei sich natürlich der bekannte und aus der Turgeszenz erklärliche Einfluß des Begießens auf das Erheben des Mittelstengels aus der Rosette ergab, also daß — z. B. am 20. Juni 1910 die stark begossenen Exemplare im Durchschnitt die doppelte Anzahl am stehenden Stengel sitzender Blätter, verglichen mit der Blätterzahl an der Rosette, zeigten, während bei den schwach begossenen Pflanzen diese Zahl nahezu einander gleich war.

Insofern durch mangelnde Feuchtigkeit in der Jugend die Erhebung des Stengels aus der Rosette sich verspätet, ist natürlich auch dieses Umstandes wegen zunächst von der Kompaßstellung der Blätter gerade bei den trocken gehaltenen Exemplaren wenig zu sehen. — Der Habitus der Blätter ist dabei ziemlich von der zugeführten Feuchtigkeit abhängig. Je feuchter, je gezackter werden dieselben, also gerade umgekehrt wie bei *Taraxacum officinale.*

Ich hoffe, daß die gemachten Mitteilungen dazu dienen mögen, das Interesse der Pflanzenphysiologen für das Studium der Erscheinungen an den Kompaßpflanzen mehr rege zu machen. Wenn man, meinen bisherigen Erfahrungen folgend, die, wie ich besonders hervorheben möchte, ganz ohne Laboratorium und wissenschaftlichen Apparat gemacht worden sind, die Blätter gerade in der empfindlichsten Periode mit Hilfe von Drehapparaten der Sonne oder ohne solche dem elektrischen Lichte aussetzt, so werden sich rasch wichtige Tatsachen erlangen lassen, die vielleicht selbst das Wesen der Torsion im Pflanzenreiche überhaupt deutlich zu machen berufen sein dürften. Feststehende Tatsachen sind es ja, deren die wachsende Wissenschaft bedarf, und ich hoffe hier einen Weg gewiesen zu haben, einige solche zu erlangen, die eine bleibende Bedeutung behalten werden, auch wenn unsere jetzigen Theorien längst durch bessere und einfachere ersetzt sein werden.

Über die Verwandlung des Öls in der Pflanze.

Von

Sergius Ivanow.

Moskau.

Die Verwandlung des Öls im pflanzlichen und tierischen Organismus bildet eine wichtige physiologische Aufgabe, wie die Erklärung jener Verbindungen, in welche sich das Öl umbildet. Zweifellos bildet sich bei diesen Veränderungen ein gewisses Quantum Wärme, die von großer Bedeutung für den Organismus ist. Im pflanzlichen Organismus, der keine bestimmte Temperatur besitzt, wird die Wärme bei vielen Lebensvorgängen ausgenutzt: wie bei Fermentativreaktion, Transpiration, Bewegung usw. Von dem Standpunkte aus, daß sich der Vorgang der Reaktion mit der Erhöhung der Temperatur beschleunigt, erkennen H. Euler[1]) u. B. af Ugglas die große Bedeutung und den Einfluß auf viele Vorgänge an, die mit der Bildung der Wärme bei der Gärung und Atmung der Pflanzen verbunden sind, wie z. B. auf die Verwandlung der Eiweißstoffe.

Wenn die Forschungen über andere, vielleicht auch kompliziertere Stoffe als die Proteine in letzter Zeit auch mächtig vorgeschritten sind, so kann man das von den Forschungen über die Verwandlung des Öls nicht sagen, weil unsere Vorstellungen über dieselbe seit den Entdeckungen von Th. de Saussure und Sachs noch ganz primitiv und schwach entwickelt sind.

Diese Entdeckungen haben einstimmig den Weg gezeigt, welchem die Naturforscher folgen und auf welchem sie die Auflösung dieses Vorgangs suchen müssen. Die starke Absorbierung des Sauerstoffes von seiten der Keimlinge und die Bildung der Kohlenhydrate, die den Sauerstoff binden, sind die zwei Fakta, welche zur Annahme des theoretischen Gedankens zwingen, daß bei der Zerspaltung des Öls starke Oxydationsprozesse vor sich gehen.

1) H. Euler u. B. af Ugglas, Über die Ausnutzung der Gärungs- und Atmungsenergie in Pflanzen. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, 1911, S. 364.

Dieses Kapitel hat die Aufgabe, unsere Ansichten über die Veränderungen des Öls in der Pflanze zu erweitern, namentlich beim Keimen der ölhaltigen Samen.

Ich übergehe die Frage nach der ersten Zerlegung des Öls unter der Wirkung des Ferments in Glyzerin und Fettsäure, erstens deswegen, weil dieser Vorgang durch die Experimente von Green und Sigmund gut erläutert ist, und zweitens deswegen, weil wir auf dieselbe Frage noch im Kapitel[1]) über die Fermente, die beim Reifen und bei der Keimung der Samen wirken, zurückkommen müssen.

Die oxydationsfähigen Stoffe bilden in den Keimen die Fettsäuren und hauptsächlich deren ungesättigte Formen; deswegen fange ich mit der Analyse verschiedener Theorien von jenem Zeitpunkte an, in welchem die Keimlinge schon freie Fettsäuren besitzen.

Auf Grund einer Untersuchung der Keimung der Samen von *Ricinus communis* ist Green[2]) zur Annahme gekommen, daß sich aus höheren zur Diffusion nicht fähigen Säuren, durch Oxydation, leicht diffundierende Säuren mit einem niedrigeren Molekulargewicht bilden können, welche „auf dem Wege der Dialyse“ aus der Zelle verschwinden.

Diese Meinung über die Bildung der niederen Säuren wurde auch von Prof. N. J. Demjanow geäußert. Übereinstimmend mit dieser Ansicht heißt es: „ungesättigte Fettsäuren mit doppelter Verbindung zerfallen in einfache; bei weiterer Oxydation können sich ein- und zweiwertige Säuren bilden“[3]). In der Arbeit von M. Jegorow, aus welcher wir die oben angegebene Meinung zitieren, wird tatsächlich die Erhöhung der Menge der flüchtigen Säuren beobachtet, wie es auch aus der folgenden Tabelle sichtbar ist.

Die Samenkerne von *Cucurbita maxima*	— 4,4	Reichert-Meißlsche Zahl
Die Keimlinge am 6. Tag	— 5,96	„ „
„ „ „ 10. „	— 7,53	„ „
„ „ „ 20. „	— 15,66	„ „

Im Jahre 1904 erschien eine Arbeit von O. v. Fürth[4]). Der Verfasser hat die Keimung von *Helianthus annuus* und *Ricinus*

1) Sergius Iwanow, Über Ölsynthese unter Vermittlung der pflanzlichen Lipase. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1911, XXIX, S. 595.

2) Green, On the germination of the Castor-oil Plant. Proceed. Roy. Soc., 1890, 48, p. 370; Green-Windisch, Die Enzyme, 1899, S. 232.

3) M. A. Jegorow, Über die Verwandlung der Stoffe bei der Keimung der Kürbissamen *Cucurbita maxima*. Annal. de l'Institut de Moscou, 1904, S. 432.

4) O. v. Fürth, Über das Verhalten des Fettes bei der Keimung ölhaltiger Samen. Hofmeisters Beitr. z. Chem. Phys. und Pathologie, 1904, S. 430.

communis untersucht. Indem O. v. Fürth die Acetylzahl in den Samen und Keimlingen des *Helianthus* bestimmte, konstatierte er nur eine ganz minimale Erhöhung derselben (208,3 in den Samen und 215,4 in den Keimlingen); hieraus zog er den Schluß, daß von der Bildung der Oxysäuren „keine Rede sein kann".

O. v. Fürth verhält sich auch verneinend gegen die Zerlegung der höheren Fettsäuren in niedere; die Reichert-Meißlsche Zahl schwankt ganz unbedeutend; das Molekulargewicht der Fettsäuren in den Samen und Keimlingen verändert sich innerhalb der Fehlergrenzen.

Die Forschungen von L. Maquenne[1]) berühren den Anteil der gesättigten und ungesättigten Säuren an der Bildung der Kohlenhydrate. Maquenne fand, daß sich in den Keimlingen von *Arachis hypogaea*, welche gesättigte Arachissäure $C_{20}H_{40}O_2$ enthalten, Zucker in kleinerem Quantum bildet, als in den Keimlingen von *Ricinus communis*, die sehr reich an ungesättigter Ricinusölsäure $C_{18}H_{34}O_3$ sind.

		Samen	Keimlinge				
			6. Tag	10. Tag	12. Tag	18. Tag	28. Tag
Arachis hypogea	Öl (%)	51,39	49,81	36,19	29,0	20,45	12,16
	Zucker (%)	11,55	8,35	11,09	12,52	12,34	9,46
Ricinus communis . . .	Öl (%)	51,40	33,71	5,74	6,48	3,08	
	Zucker (%)	3,46	11,35	24,14	19,51	8,35	

Maquenne nimmt an, daß die ungesättigten Säuren, insbesondere die Rizinusölsäure, sich auf dem Wege der Oxydation in Kohlenhydrate umbilden, dabei spielt die doppelte Verbindung (groupement allylique) eine sehr wesentliche Rolle. „Les acides gras saturés sont moins aptes que les acides oleiques à se transformer en sucre; ils servent surtout d'aliment respiratoire" schließt er seine Abhandlung. Scheinbar legt Maquenne keine große Bedeutung dem Umstande bei, daß sich die Rizinusölsäure viel rascher zerlegt als die Arachissäure, was natürlich auch einen Einfluß auf die Bildung und Ansammlung der Kohlenhydrate ausübt.

In der von uns schon oben angeführten Arbeit verhält sich O. v. Fürth negativ zu der Frage nach dem Vorzug der einen Säuren

1) L. Maquenne, Sur les changements de composition qu'éprouvent les graines oleagineuses au cours de la germination. Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences, 1898, 137, 625.

vor den anderen in der Bildung des Zuckers. „Wäre dies der Fall, sagt er, so müßten die Jodzahlen während der Keimung stark abnehmen. Eine solche Abnahme wurde aber bei *Helianthus* nur in geringerem Maße wahrgenommen, bei *Ricinus* jedoch ganz vermißt“.

Die schwache Abnahme der Jodzahl in den Keimlingen von *Helianthus annuus* und *Ricinus communis* (bei dem von dem Verfasser angewandten Verfahren) ist aus den Eigenschaften der Säuren dieser Pflanzen leicht zu erklären, wie wir aus unseren Untersuchungen ersehen werden.

In der Arbeit, die im Jahre 1910 erschien, konstatiert E. C. Miller[1]) bei der Keimung von *Helianthus annuus* eine starke Abnahme der Jodzahl (O. v. Fürth gerade entgegengesetzt). Aus diesem Grunde gibt er zu, daß sich die ungesättigten Säuren in gesättigte verwandeln. „The value of the iodine number of the ether extract during different stages of germination gives an idea whether or not the unsaturated acids are becoming saturated“. „The decrease of the iodine number seems to indicate that the unsaturated acid radicles of the oil are becoming saturated probably by the addition of oxygen.“

Weiter fand Miller, daß die Eiweißstoffe in gar keiner Beziehung zur Bildung der Kohlenhydrate stehen; nur das Öl bildet die einzige Quelle derselben.

Wir sehen, daß das wichtige Problem der Verwandlung des Öls in der Pflanze kaum berührt ist; die Ansichten tragen einen abgebrochenen Charakter, das Material, mit welchem die Verfasser operieren, ist sehr begrenzt; die Schlüsse sind oft auf einzelnen Beobachtungen basiert. Als einziges verallgemeinerndes Glied dient die Ansicht über die starken Oxydationsprozesse der ungesättigten Säuren, welche sich wie ein roter Faden durch alle Arbeiten zieht. Aber wenn die Verfasser sich der Frage: welche Stoffe bilden sich bei der Oxydation, nähern, widersprechen sie einander.

Die mannigfaltigen Analysen der Samen und Keimlinge, die wenig zur Bedeutung des uns interessierenden Problems beitragen, lassen wir weiter unberührt.

Bedauernswert ist es, daß die Ergebnisse der Forschungen der Tierphysiologie hier nicht zu Hilfe genommen werden können.

---

1) E. C. Miller, A physiological Study of the Germination of *Helianthus annuus*. Annals of Botany, 1910, 693.

Die systematischen Untersuchungen von E. Friedmann[1]) usw. über den Abbau der Säuren im tierischen Organismus erlauben Otto Porges unter gewissen Voraussetzungen folgende Meinung zu äußern: „Wir werden also der Möglichkeit Raum geben müssen, daß die Fette im normalen Stoffwechsel unter Abspaltung von Essigsäureresten Acetessigsäure liefern, daß also die Fette in dieselben Produkte verarbeitet werden, wie die Eiweißkörper“ [2]).

Als ich meine eigenen Arbeiten begann, war ich gezwungen, mich um die Auswahl neuen Materials zu bekümmern, welches nicht zufällig zusammengebracht werden dürfte. Die Objekte, welche ich im ersten Teil[3]) meiner Abhandlung untersuchte, nämlich Lein, Hanf, Raps und Mohn, bildeten ein passendes Material, weil die ungesättigten Säuren, welche sich in ihrer Zusammensetzung befinden, die natürliche steigende Reihe bilden: $C_n H_{2n-6} O_2$, $C_n H_{2n-4} O_2$, $C_n H_{2n-2} O_2$. Man konnte erwarten, daß etliche Prozesse bei der Keimung der Samen auch eine Reihe bilden werden.

Das Keimen der Samen wurde in Schalen auf feuchtem Filtrierpapier im Dunkeln bei einer Mitteltemperatur von 25° C durchgeführt und bei 100° C getrocknet[4]). Die Methoden der Untersuchung sind schon besprochen worden[3]).

Natürlich taucht die erste Frage auf, ob die Intensität der Zerlegung des Öls von seinem Bestande und von der größeren oder geringeren Oxydationsfähigkeit der ungesättigten Säuren abhängig ist? Tabelle I beantwortet positiv diese Frage.

Tabelle I. Zersetzungsintensität des Öls.

	Samen	Keimlinge am		
		4. Tag	8. Tag	10. Tag
Lein *(Linum usitatissimum)* . . .	33,60%	26,4	16	3,46
Hanf *(Cannabis sativa)*	31,5 „	17,8	11,3	—
Raps *(Brassica Napus oleifera)* . .	38,3 „	35,05	33,33	—
Mohn *(Papaver somniferum)* . . .	47,0 „	38,55	31,34	—

1) E. Friedmann, Zur Kenntnis des Abbaues der Karbonsäuren im Tierkörper. Hofmeisters Beitr. 1908, Biochem. Zeitschr. 1911.

2) Otto Porges, Über den Abbau der Fettsäuren im Organismus. Ergebnisse der Physiologie 1910, 10, 1.

3) Sergius Ivanow, Über den Stoffwechsel beim Reifen ölhaltiger Samen mit besonderer Berücksichtigung der Ölbildungsprozesse. Beihefte z. Botan. Centralbl., 1911.

4) Diese Arbeit ist im Landwirtschaftlichen Institut zu Moskau ausgeführt und im Pflanzenphysiologischen Institut der Wiener Universität kontrolliert worden.

Das Öl des Leins und des Hanfs, das weniger gesättigte Säuren als das Öl des Rapses enthält, zerfällt viel rascher. Die Bestimmungen der Säurezahl erklären diesen Vorgang. Wir finden, daß die am wenigsten gesättigten Säuren fast augenblicklich aus den Keimlingen verschwinden und die sehr niedrige Säurezahl in den Keimlingen des Leins und Hanfs bedingen. Die Umbildungen der Stoffe in diesen Samen folgen sehr rasch nacheinander. Bei anderen Objekten, beim Raps, sammeln sich die aus dem Öle gewonnenen Säuren und halten sich länger auf; dasselbe gilt auch für Mohn, bei welchem die Säurezahl ziemlich hoch ist.

Tabelle II. Die Säurezahl.

	Samen	Keimlinge am		
		4. Tag	8. Tag	12. Tag
Lein *(Linum usitatissimum)* . . .	3,95	6,78	11,6	5,18
Hanf *(Cannabis sativa)*	2,84	5,3	7,53	—
Raps *(Brassica Napus oleifera)* . .	4,65	3,57	14,43	17,73
Mohn *(Papaver somniferum)* . . .	12,13	40,07	—	35,66

Dasselbe Verhältnis beobachten wir auch bei der Reife der Samen: die äußerst niedrigen Zahlen sind hier auch charakteristisch für Lein und Hanf. Hieraus ziehen wir den Schluß, daß sich die ungesättigten Säuren, die sich beim Keimen und Reifen der Samen bilden, in einem äußerst instabilen Zustande befinden, indem sie sich bei der Reife mit einem Molekül Glyzerin zu verbinden streben, oder bei der Keimung die weitere Umbildung in Kohlenhydrate dulden. Die ungesättigten Säuren des Ölsäuretypus verhalten sich mehr stabil und inaktiv, deswegen zeigen auch Raps und Mohn bei der Reife und Keimung eine höhere Säurezahl.

Aus dieser Beobachtung ziehen wir eine Reihe Folgerungen: wenn die ungesättigten Säuren sich rascher als die gesättigten zersetzen, so muß 1. die Ätherzahl sich vermindern, 2. die Jodzahl rasch abnehmen, 3. die Hexabromidprobe infolge der Zersetzung der Leinölsäure bald verschwinden.

Diese Prozesse wollen wir konsequent analysieren. Bei der Beobachtung der Verseifungszahl finden wir kein ähnliches, einheitliches Bild. Die Zahlen nehmen bei der Keimung einiger Objekte ab und vergrößern sich bei den anderen.

Tabelle III. Die Verseifungszahl.

	Samen	Keimlinge am		
		4. Tag	8. Tag	12. Tag
Lein *(Linum usitatissimum)* . . .	181,15	146,68	—	125,33
Hanf *(Cannabis sativa)*	190,72	188	177,7	—
Raps *(Brassica Napus oleifera)* . .	173,28	159,8	165,99	—
Mohn *(Papaver somniferum)* . . .	180,9	187,39	—	—

Diese Schwankungen sind aus dem oben Gesagten leicht zu verstehen: bei der Keimung sammeln sich die freien Fettsäuren ungleich in verschiedenen Keimlingen und verdecken die Ätherzahl. Wenn die Verseifungszahl von der Säurezahl befreit wird, so nimmt die Ätherzahl gleichmäßig ab.

Tabelle IV. Die Atherzahl.

	Samen	Keimlinge am		
		4. Tag	8. Tag	12. Tag
Lein *(Linum usitatissimum)* . . .	177,20	139,9	—	120
Hanf *(Cannabis sativa)*	187,9	181,7	169,5	—
Raps *(Brassica Napus oleifera)* . .	168,63	156,00	151,5	—
Mohn *(Papaver somniferum)* . . .	168,78	147,32	—	—

Die Abnahme der Atherzahl wird zum Teil auf folgende Weise erklärt: je weiter der Keimungsprozeß vor sich geht, desto vollständiger schwinden die ungesättigten Säuren und desto mehr bleiben die gesättigten (auch die des Typus der Ölsäure) in den Keimlingen. Der bei dem Beginn des Prozesses bei verschiedenen Objekten ungleiche Ätherauszug verwandelt sich allmählich in einen hauptsächlich aus den gesättigten Säuren und aus dem Typus der Ölsäure gleich zusammengesetzten; deswegen nimmt das Quantum der zum Neutralisieren der Säuren in 1 g nötigen Kalilauge allmählich ab, weil selbst die Zahl der Säuremoleküle abnimmt. In unserer Pflanzenreihe geht die Abnahme der Ätherzahl parallel mit der Intensität der Verwandlung des Öls vor sich; je rascher das Öl verbraucht wird, desto stärker nimmt die Atherzahl ab. Der Einfluß des „Unverseifbaren" ist auch möglich.

Die Abnahme der Jodzahl geht auch parallel mit dem Verschwinden des Öls vor sich.

Tabelle V. Die Jodzahl.

	Samen	Keimlinge am	
		4. Tag	8. Tag
Lein *(Linum usitatissimum)*	173,4	114,2	93,4
Hanf *(Cannabis sativa)*	150,17	147	125,6
Raps *(Brassica Napus oleifera)* . . .	94,7	83,88	71,6
Mohn *(Papaver somniferum)*	140,2	126,0	—

Die Abnahme der Jodzahl differiert bei verschiedenen Objekten sehr wesentlich und besonders da, wo Säuren der niedrigeren Reihe der Sättigung vorhanden sind.

Die Bromierungsmethode zeigt, daß die letzten Säuren sehr schnell aus der Pflanze verschwinden.

Tabelle VI. Ungesättigte Säuren.

	Linolensäure in Proz.		Linolsäure in Proz.	
	am 4. Tag	am 8. Tag	am 4. Tag	am 8. Tag
Lein *(Linum usitatissimum)*	—	0,778	4,16	—
Hanf *(Cannabis sativa)*	3,07	0,0	11,78	5,34
Raps *(Brassica Napus oleifera)* . . .	0,6057	0,0	2,69	3,98
Mohn *Papaver somniferum)*	—	0,0	19,975	—

Am schnellsten verschwinden die Linolensäure und dann die Linolsäure. Folglich bildet sich die Jodzahl in den nächsten Tagen der Keimung ausschließlich aus den Säuren des Typus $C_nH_{2n-2}O_2$. Bemerkenswert ist, daß ich im Rapssamen niemals Linolsäure finden konnte, in den Keimlingen aber läßt sie sich in minimalem Quantum nachweisen.

Das alles zeigt einstimmig, daß bei der Keimung der Samen die weniger gesättigten Säuren sehr schnell verbraucht werden.

Bis jetzt konstatierten wir, daß die verschiedenen Bestandteile des Öls bei der Keimung ungleich verbraucht werden; versuchen wir die nächsten Produkte der Umbildung des Öls zu untersuchen. Bilden sich bei der Keimung Säuren mit kürzeren Ketten? Unsere Bestimmungen der Reichert-Meißlschen Zahl beantworten diese Frage negativ.

Tabelle VII. Reichert-Meißlsche Zahl.

Raps *(Brassica Napus oleifera)* . . Keiml. am 10. Tag = 1,15; am 18. Tag = 1,4
Hanf *(Cannabis sativa)* . . . . . „ „ 5. „ = 1,1 ; „ 10. „ = 1,88

Früher fanden wir bei der Reife der ölhaltigen Samen eine sehr niedrige Reichert-Meißlsche Zahl. Unwillkürlich taucht der Gedanke auf, daß die niederen flüchtigen Säuren zufällig in den Ätherauszug gelangen und scheinbar in ihrer Entstehung vom Öle nicht abhängig sind. Ihre verhältnismäßige Schwankung und sogar Ansammlung wird leicht aus der Verbrauchung des Öls bei der Keimung erklärt.

Aus der starken Abnahme der Jodzahl bei der Keimung der Samen zieht E. C. Miller den Schluß der Umbildung der ungesättigten Lösung in gesättigte. Kann man aber diese zwei Vorgänge als Ursache und Folge ansehen?

Unsere Untersuchungen haben gezeigt, daß die Abnahme der Jodzahl mit dem Verbrauchen der ungesättigten Säuren verbunden ist. Die unmittelbare Bestimmung der gesättigten Säuren nach David gibt auch keinen Grund zu denken, daß die gesättigten Säuren sich in den Keimlingen bilden.

Tabelle VIII. Gesättigte Säuren.

	Keimlinge am	
	4. Tag	8. Tag
Hanf *(Cannabis sativa)*	1,425 %	1,640
Raps *(Brassica Napus oleifera)*	1,20 „	0,0
Mohn *(Papaver somniferum)*	6,0 „	6,11

Die verhältnismäßige Menge der gesättigten Fettsäuren des Hanfs und Mohns bleibt fast ohne Veränderung, beim Raps verschwinden sie vollständig. Wir haben also keine so starken Gründe für die Bildung der gesättigten Säuren aus den ungesättigten, wie wir sie für den umgekehrten Prozeß beim Reifen der Samen haben.

Das letzte Produkt der Umbildung des Öls sind die Kohlenhydrate. Ich führe hier kurze Resultate meiner Bestimmungen der Kohlenhydrate in den Keimlingen an. Die Kohlenhydrate bilden die Summe der Substanzen, welche die Fehlingsche Lösung reduzieren und die bei der Hydrolyse des entfetteten Materials in den Keimlingen durch 2 % Schwefelsäure gewonnen werden (Tab. IX).

Kann man einstimmig mit L. Maquenne meinen, daß die ungesättigten Säuren in der Bildung der Kohlenhydrate einen Vorzug vor den gesättigten haben oder soll man diesen zwei Reihen von Säuren wesentlich verschiedene Funktionen zuschreiben? Nach

meiner Ansicht ist das nicht der Fall; ich nehme an, daß der Unterschied zwischen ihnen nur ein quantitativer und kein qualitativer ist und sich hauptsächlich auf der verschiedenen Reaktionsfähigkeit der Säuren begründet.

Tabelle IX. Kohlenhydrate in den Keimlingen.

	Samen	Keimlinge am 4. Tage	Keimlinge am 8. Tage
Lein *(Linum usitatissimum)*	4,5106	6,695	17,650
Hanf *(Cannabis sativa)*	2,80	7,93	10,25
Raps *(Brassica Napus oleifera)* . . .	4,6531	14,720	10,20
Mohn *(Papaver somniferum)*	1,178	6,84	17,40

Was bildet sich zuerst aus dem Öle, existieren irgend welche Zwischensubstanzen zwischen dem Öle und den Kohlenhydraten? Das wissen wir nicht!

Wie ironisch klingt uns daher die vor einem halben Jahrhundert von Sachs gemachte Entdeckung, daß „das erste sichtbare Produkt“ der Verwandlung des Öls die Kohlenhydrate sind!

Nahe sind die Ränder der tiefen Schlucht zwischen den Kohlenhydraten und Ölen zusammengerückt, aber nur ein Pfad lockt den forschenden Verstand und verspricht zum anderen gewünschten Ufer hinüber zu führen.

Dieser Weg ist die Untersuchung der bei der Keimung der Samen wirkenden Kräfte und zwar die Erforschung der Wirkungen der Oxydationsfermente auf die höheren Fettsäuren.

Die Hauptschlüsse unserer Arbeit können auf folgende Weise formuliert werden:

1. Die ungesättigten Säuren werden von den Keimlingen rascher verbraucht als die gesättigten; wenn die Samen eine Mischung der beiden enthalten, so verschwinden früher die ersteren Säuren. Es scheint, daß die ungesättigten Säuren die gesättigten vor der Verbrauchung schützen.

2. Die Intensität des Verbrauchs der ungesättigten Säuren der Keimlinge steht in einem umgekehrten Verhältnis zum Sättigungsgrade: zuerst werden die Säuren der Linolensäurereihe $C_nH_{2n-6}O_2$, dann die Linolreihe $C_nH_{2n-4}O_2$ und endlich die Olsäure $C_nH_{2n-2}O_2$ verbraucht. Die Hexabromidprobe verschwindet sehr rasch.

3. Die Säurezahl jeder Pflanze ist eine streng bestimmte Größe: eine geringe bei den ungesättigten und eine große bei den gesättigten Säuren. Wenn die Bestandteile des Öls in der Pflanze bekannt sind, kann man annähernd über die Säurezahl der Keimlinge urteilen.

4. Je weniger die Säuren gesättigt sind, desto mehr nimmt die Ätherzahl beim Keimen ab.

5. Die Folge des intensiven Verbrauchs der ungesättigten Säure ist die starke Abnahme der Jodzahl.

6. Die Verwandlung des Öls in der Pflanze geht auf dem Wege der Oxydation vor sich; die Produkte dieser Oxydation sind noch nicht festgestellt und bilden die nächste Aufgabe der Forschung.

7. Aus dem Umstande, daß die Oxydationsprozesse in den Samen mit ungesättigten Säuren sehr rasch vor sich gehen und daß sich Kohlenhydrate bilden, d. h. Substanzen mit einem geringeren thermochemischen Wert, läßt sich schließen, daß die ungesättigten Säuren ein Resultat der Anpassung der Pflanze sind, um bei der Keimung der Samen ein größeres Quantum Wärme abzusondern, die einen rascheren Stoffwechsel hervorruft.

Ich erfülle an dieser Stelle die angenehme Pflicht, Herrn Prof. H. Molisch für das Interesse, welches er stets der Arbeit entgegenbrachte, meinen Dank auszusprechen.

Analytische Beilage.

Säurezahl.

Objekt	Gewicht in g	0,N·KOH ccm	Zahl	Objekt	Gewicht in g	0,N·KOH ccm	Zahl
Lein	0,7123	0,5	3,95	Raps	1,4472	1,2	4,65
	1,2428	1,5	6,78		0,7047	0,45	3,57
	4,241	5,1	6,79		1,2413	3,2	14,47
	4,2075	8,7	11,6		1,591	4,1	14,40
	1,5618	1,6	5,18		1,202	3,8	17,73
Hanf	2,1196	2	5,3	Mohn	1,0636	2,3	12,13
	5,7285	2,9	2,84		3,230	23,0	40,07
	2,8294	3,8	7,53		2,7766	17,8	35,96
					2,139	13,5	35,46

Verseifungszahl und Ätherzahl.

Objekt	Gewicht	25 ccm KOH =	Zur Neutralisation	Zahl
Lein	0,7123	26,7 ccm 0,5 N•HCl	22,2 ccm 0,5 N•HCl	177,2
	1,2428	26,7	20,5	139,9
	1,3426	28,6	22,6	125,33
Hanf	2,1196	24,4	10,2	187,9
	3,1512	24,4	3,0	190,72
	2,8294	24,4	7,3	169,5
	2,727	24,4	7,0	177,7
	2,443	24,4	16,5	181,7
Raps	1,4472	26,7	18,0	168,63
	0,7047	26,7	22,8	155,23
	0,9476	26,7	21,4	156,8
	1,2413	26,7	20	151,52
Mohn	1,0636	26,7	20,3	168,78
	0,952	26,7	21,7	147,32
	2,918	26,7	11,4	147,3

Reichert-Meißlsche Zahl.

Objekt	Gewicht	0,N • KOH ccm zur Neutral.	Zahl
Hanf	5,2708	2	1,1
	5,001	1,2	1,2
	5,5564	1,9	1,88
	5,320	1,8	1,87
Raps	6,8618	1,4	1,1
	7,07	1,8	1,4

Jodzahl.

Objekt	Gewicht	1 ccm $Na_2S_2O_3$ =	25 ccm Jodlös. =	Jodabsorption	Zahl
Lein	0,2054	0,012121 g Jod	50,5	21,0 ccm $Na_2S_2O_3$	173,6
	0,2416	0,012121	50,5	15,9	173,1
	0,166	0,012121	50,5	35	114,2
	0,4861	0,013793	44,4	11,3	93,9
	0,7987	0,013793	2 × 44,4	35,6	92,9
Hanf	0,1807	0,013793	44,4	24,9	148,8
	0,1694	0,014184	21,05	2,95	151,55
	0,1804	0,014184	21,05	2,35	147,03
	0,1649	0,014184	21,05	6,35	126,4
	0,2219	0,013793	44,4	24,3	124,9
Raps	0,174	0,012121	50,5	36,9	94,7
	0,181	0,013793	44,4	33,4	83,82
	0,1555	0,012121	50,5	39,8	83,3
	0,1732	0,014184	21,05	10,75	84,3
	0,1104	0,012121	50,5	44	71,6
Mohn	0,1918	0,012121	44,4	14,1	140
	0,264	0,012121	44,4	13,8	140,4
	0,214	0,012121	50,5	28,4	125,2
	0,2028	0,012121	50,5	29,4	126,1
	0,2568	0,013793	44,4	20,8	126,8

Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte.

Von

Edgar Irmscher.

I. Einleitung.

Der wichtigste Faktor, der über die Existenzmöglichkeit jedes Organismus und so auch jeder Pflanze entscheidet und dieser ihren Wohnplatz in erster Linie anweist und abgrenzt, ist zweifellos das Wasser. Je nach dem verschiedenen Maße, in dem es an den einzelnen Standorten einer Formation geboten wird, ist auch die Pflanzenwelt je nach dem Bedarf und den Ansprüchen der einzelnen Spezies eine verschiedene. Wo Wasser in flüssiger oder dampfförmiger Form gänzlich fehlt, ist eine Vegetation schlechterdings unmöglich. Doch können sich auch an besiedelten Substraten äußere Einflüsse, die in dem klimatischen Rhythmus und den Standortsverhältnissen begründet sind, geltend machen, die einen so starken Wassermangel hervorrufen, daß der normale Lebensbetrieb der Pflanze bedroht wird. Dieser Gefahr, der die Vegetation z. B. in regenlosen Trockenperioden ausgesetzt ist, suchen die einzelnen Pflanzengruppen auf mannigfache Weise zu begegnen. Während die einen Arten, deren Vegetationskörper durch den Wasserverlust gänzlich oder teilweise getötet wird, durch Bildung von Sporen, Samen, Rhizomen usw. die ungünstige Periode überdauern, sind andere durch ihren Bau, der wasserspeichernde und die Transpiration herabsetzende Einrichtungen aufweist, vor schädigender Austrocknung gesichert. Eine weitere Gruppe von Organismen kommt solchen extremen Lebensbedingungen dadurch entgegen, daß ihre Vertreter eine bis zur Lufttrockenheit gehende Austrocknung ihrer vegetativen Teile längere Zeit ohne Schaden ertragen können.

Zur letzteren Gruppe gehören auch die Moose, speziell die Laubmoose, deren schon seit langem bekannte große Resistenz gegen Austrocknung sie befähigt, Substrate zu besiedeln, wo höhere Organismen keine Existenzbedingungen finden. Wie wir wissen, tritt bei fortschreitender Wasserabgabe schließlich eine Sistierung aller Lebensfunktionen ein, mit anderen Worten, das Individuum verfällt in den Zustand einer Trockenstarre. Diese ist natürlich ein vorzügliches Mittel zur Verlängerung der Lebensdauer; denn nach Aufheben der Inaktivierung des Plasmas durch erneute Wasserzufuhr findet eine ungestörte Fortsetzung des Lebensbetriebes statt. Andererseits hat eine extreme Einwirkung der Trockenheit, wobei sowohl die Dauer als auch Schnelligkeit und Intensität des äußeren Einflusses eine Rolle spielen kann, ein allmähliches Absterben oder einen jähen Tod zur Folge.

Ein zweiter Fall, wo zweifellos ein starker Wasserentzug eine große Rolle spielt und in das normale Arbeiten des Protoplasten störend eingreift, ist der Eintritt von Frost, wenn dabei Eisbildung in der Pflanze stattfindet. Auch gegen den Einfluß von Temperaturen unter dem Nullpunkt haben wir im Pflanzenreich alle Abstufungen der Widerstandsfähigkeit. Fassen wir hier ebenfalls die Laubmoose ins Auge, so zeigt schon die Beobachtung in der Natur, daß mäßige Kälte von ihnen recht gut vertragen wird. Andererseits können stärkere Kältegrade (— 20 bis — 30° C), wie auch Pfeffer (1904, S. 299) bemerkt, eine schädigende Wirkung auf den Laubmoosprotoplasten hervorbringen.

Experimentell ist die Austrocknungsfähigkeit der Laubmoose schon einige Male geprüft worden. Schimper (1848, S. 22) wies nach, daß Moossporen nach 50 Jahre langer Lufttrockenheit ihre Keimfähigkeit bewahrt hatten. Die Resistenz des Laubmoosstämmchens gegen Austrocknung an der Luft und im Schwefelsäureexsikkator hat Schröder (1886, S. 15—21) in einer allgemein orientierenden Arbeit für einige Arten festgestellt, während Rabe (1905, S. 301—304) für in gleicher Weise behandelte gekeimte Moossporen Werte ermittelte. In bezug auf die Kälteresistenz der Laubmoose hat Rein (1908, S. 11) einige Angaben gemacht, indem er den Gefrierpunkt für *Ceratodon purpureus* mitteilt und auch die Abhängigkeit des Todespunktes von der Außentemperatur feststellt. Die schon früher von Göppert (1883, S. 47, 58) gemachten Versuche über Einwirkung von Kälte auf Laubmoose sind leider wertlos, da er den Lebenszustand der Protoplasten nach dem Gefrieren

nur nach dem Aussehen der Pflanzen beurteilte. Deshalb werden diese Befunde auch nicht weiter von mir berücksichtigt werden.

Da die zwei besprochenen Faktoren, Trockenheit und Frost, eine große biologische Bedeutung besitzen und erst im Zusammenhang mit den Potenzen des betreffenden Protoplasten in ihrer Wirkungsweise recht gewürdigt werden können, habe ich es auf Anregung des Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer unternommen, die Resistenz der Laubmoose gegen den schädigenden Einfluß von Austrocknung und Temperaturen unter dem Nullpunkt von ökologischen Gesichtspunkten aus experimentell zu untersuchen und die gewonnenen Erfahrungen durch Beobachtungen in der Natur zu ergänzen.

Im ersten, die Trockenresistenz behandelnden Abschnitt habe ich die einzelnen Teile der Moospflanze wie Stämmchen, Protonema und Sporogone sowohl auf Luft- und Exsikkatortrockenheit geprüft als auch dem Einfluß osmotisch wirkender Lösungen ausgesetzt, wobei ich feststellen wollte, ob die Resistenz derselben Art je nach den bei der Kultur herrschenden Feuchtigkeitsverhältnissen schwankt oder nicht. Dabei wurden andere biologische Fragen, wie z. B. der Einfluß verschiedener Luftfeuchtigkeit und die Wichtigkeit der Polsterbildung für die Austrocknung mit erörtert. Im zweiten experimentellen Teile, der die Untersuchung über den Einfluß von Kälte enthält, wurde das Temperaturminimum (Erfrierpunkt) für die einzelnen Teile der Moospflanze annähernd durch Grenzwerte bestimmt und die Abhängigkeit desselben von den Temperaturverhältnissen des Standortes geprüft. Ferner wurde die Beeinflussung des Erfrierpunktes von Laubmoosblättern durch vorherige Austrocknung erörtert. Weitere Versuche wollen das Ergebnis längerer Einwirkung von Temperaturen über dem Erfrierpunkt und von abwechselndem Frieren und Auftauen zeigen. Es folgen dann Untersuchungen über die Akkommodations- und Rückakkommodationsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten und schließlich über die Beziehung der Kälteresistenz zum Turgor der Blattzellen.

II. Spezieller Teil.

1. Abschnitt. Über die Resistenz der Laubmoose gegen Wasserentziehung durch Austrocknung.

A. Die Einwirkung von Luft- und Exsikkatortrockenheit.

a) Versuche mit Laubmoosstämmchen.

Eine Austrocknung der Moosprotoplasten wurde experimentell einmal durch Verdunstung des Zellwassers, das andere Mal durch Einwirkung von wasserentziehenden Lösungen erzielt. Die Versuche erster Art sind vorangestellt, da diese sich an schon bekannte Daten anschließen und auch für die biologische Betrachtung von größerer Wichtigkeit sind.

Zur Methodik ist zu erwähnen, daß die der Lufttrockenheit ausgesetzten Moose sich auf großen Tellern ausgebreitet im Zimmer bei einer Temperatur von ca. + 20° C befanden. Die benutzten Exsikkatoren waren mit konz. Schwefelsäure beschickt und standen an gleicher Örtlichkeit. Zur Verwendung kam frisch gesammeltes Material aus Leipzigs Umgebung, dem Erzgebirge und dem Harz. Herbarmaterial ist als solches bezeichnet worden.

Bei diesen Untersuchungen habe ich darauf verzichtet, auf die Mechanik des Austrocknungsvorganges einzugehen; vielmehr genügte es zu wissen, daß bei der Austrocknung über konz. Schwefelsäure — wofür wir kurz Schwefelsäuretrockenheit sagen wollen — die Wirkung gegenüber Lufttrockenheit nach zwei Richtungen hin erhöht ist, indem erstens die Schnelligkeit des Wasserentzugs gesteigert wird, andererseits derselbe mit größerer Intensität vor sich geht als bei Lufttrockenheit. Ebenso beschränke ich mich darauf, die äußeren Todesursachen zu konstatieren, ohne auf die Kette von Reaktionen einzugehen, die das endliche Resultat liefern.

Der Zustand der Zellen — ob lebend oder tot — wurde durchgehends auf plasmolytischem Wege mittels Kaliumnitratlösungen (5—10 %) festgestellt.

Ich beginne mit der Untersuchung der Trockenresistenz von Laubmoosblättern. Schroeders (1886, S. 20) Versuche hatten bereits ergeben, daß auch die austrocknungsfähigsten Arten nach einigen Jahren — als Maximum nimmt er fünf an — in bezug auf ihren Vegetationskörper völlig abgestorben sind, wobei er die im allgemeinen ganz richtige Ansicht ausspricht, daß die Resistenz der

einzelnen Arten „den verschiedenen Substraten, welchen sich die Moose angepaßt haben, entsprechend“ ist. Wie die folgende Tabelle, deren Angaben sich nur auf Blattzellen beziehen, zeigt, bestätigen auch meine Resultate die Ansicht Schröders durchaus. Zur besseren Übersicht habe ich die einzelnen Spezies nicht systematisch, sondern nach dem Standort, an dem ich die zu den Versuchen benutzten Proben sammelte, geordnet.

Tabelle I.

Abkürzungen: T. = Tage; Gr. = Gruppen von Zellen; lbd. = lebend; n. = nach; W. = Wochen.

	Lufttrockenheit	Exsikkator-trockenheit
1. Bäche, Teiche, Sümpfe.		
Fontinalis antipyretica	n. 1 W. tot	n. 5 T. tot
— *squamosa*	n. 1 W. tot	n. 5 T. tot
Hypnum aduncum var. *polycarpum* (Landform)	n. 20 W. d. Hälfte d. Zell. lbd., n. 28 W. tot	n. 18 W. tot
— *exannulatum*	n. 20 W. tot	n. 11 W. tot
— *fluitans*	n. 15 W. tot	n. 10 W. tot
Philonotis fontana	n. 20 W. tot	n. 18 W. tot
2. Laubwald (Substrat meist Humus).		
Plagiothecium denticulatum	n. 12 W. Gr. lbd.	n. 10 W. tot
Barbula subulata	n. 9 W. tot	n. 5 W. tot
Bryum alpinum	n. 15 W. Gr. lbd.	n. 13 W. tot
Mnium rostratum	n. 8 W. tot	n. 5 W. tot
— *undulatum*	n. 9 W. tot	n. 6 W. tot
Catharinea undulata (Substrat Lehm)	(n. 20 W. lbd.), n. 25 W. tot	n. 20 W. Gr. lbd.
3. Nadelwald.		
Hypnum splendens	n. 9 W. tot	n. 6 W. tot
— *triquetrum*	n. 9 W. tot	n. 6 W. Gr. lbd.
— *purum*	n. 10 W. Gr. lbd.	n. 8 W. tot
Mnium hornum	n. 9 W. Gr. lbd.	n. 7 W. tot
Bartramia ityphylla	n. 30 W. Gr. bis d. Hälfte d. Zell. lbd., n. 50 W. tot	n. 40 W. tot
Dicranum fuscescens	n. 30 W. Gr. lbd.	n. 25 W. Gr. lbd.
— *scoparium*	n. 50 W. Gr. lbd.	n. 40 W. Gr. lbd.
Bryum capillare	n. 20 W. Gr. bis d. Hälfte d. Zell. lbd., n. 30 W. tot	n. 25 W. Gr. lbd.

	Lufttrockenheit	Exsikkator-trockenheit
4. Erdboden.		
Sandboden;		
Tortula ruralis	n. 20 W. d. Hälfte d. Zell. lbd.	n. 15 W. Gr. lbd.
Kalk:		
Barbula Fiorii (Herbarpflanze) . .	n. 60 W. Gr. bis ein Viertel d. Zellen lbd.	—
Tortula inclinata (Herbarpflanze) .	n. 80 W. noch ganz lebend	—
Lehm:		
Pottia lanceolata	n. 40 W. zahlreiche Gr. lbd., n. 50 W. tot	n. 35 W. tot
Funaria hygrometrica	n. 10 W. Gr. lbd., n. 13 W. tot	n. 9 W. tot
Physcomitrium pyriforme	n. 5 W. tot	n. 3 W. tot
Bryum pallens	n. 10 W. tot	n. 7 W. tot
Humusboden:		
Racomitrium aciculare	n. 60 W. tot	n. 30 W. tot
Ceratodon purpureus	n. 20 W. Gr. lbd.	n. 15 W. tot
Bryum argenteum	n. 18 W. Gr. lbd.	n. 15 W. tot
5. Felsen, Mauern, Dächer.		
Leptobryum pyriforme	n. 13 W. tot	n. 7 W. tot
Bryum caespiticium	n. 25 W. Gr. lbd.	n. 20 W. tot
Schistidium maritimum	n. 35 W. ein Viertel d. Zellen lbd.	n. 20 W. Gr. lbd.
— *apocarpum* (Herbarpflanze) .	n. 128 W. ein Viertel d. Zellen lbd.	—
Grimmia pulvinata	n. 60 W. ein Viertel d. Zellen lbd., n. 70 W. tot	n. 60 W. tot
— *ovata*	n. 60 W. Gr. lbd.	n. 40 W. tot
Didymodon rubellus	n. 80 W. Gr. lbd.	n. 50 W. tot
Racomitrium heterostichum . . .	n. 50 W. Gr. lbd.	n. 40 W. tot
— *canescens*	n. 60 W. tot	n. 40 W. tot
Barbula muralis	n. 30 W. Gr. lbd.	n. 20 W. Gr. lbd.
Entbostodon fascicularis	n. 9 W. Gr. lbd.	n. 7 W. tot
6. Baumstämme, Zäune.		
Pylaisia polyantha	n. 23 W. Gr. lbd.	n. 18 W. tot
Ulota Ludwigii	n. 50 W. ganz lbd., n. 75 W. tot	n. 60 W. tot
Orthotrichum tenellum (Herbarpflz.)	n. 85 W. d. Hälfte d. Zellen lbd.	—
— *speciosum*	n. 60 W. desgl.	n. 45 W. tot
— *stramineum*	n. 72 W. Gr. bis die Hälfte d. Zellen lbd.	n. 60 W. tot

Da also ein Zusammenhang zwischen dem Standort der einzelnen Art und ihrer Resistenz offensichtlich ist, so habe ich nun die Frage geprüft, ob auch innerhalb der systematischen Einheit die Verschiedenheit der standörtlichen Feuchtigkeitsverhältnisse die Trockenresistenz entsprechend variieren läßt, mit anderen Worten, ob die einzelne Art in Abhängigkeit vom Milieu ökologisch-physiologische Varietäten bildet. Für Laubmoose fanden sich in der Literatur keine diesbezüglichen Angaben. Doch sei hier die Beobachtung Goebels (1898, S. 290) an einem Lebermoos erwähnt, daß *Grimaldia dichotoma* in einer fast absolut trockenen Atmosphäre nach sieben Jahren ihre Entwicklungsfähigkeit nicht eingebüßt hat, „während im feuchten Raum kultivierte *Grimaldia*-Sprosse im Exsikkator bald zugrunde gehen".

Für unsere Versuche wurden mehrere Arten von dem Material, mit dem die in Tabelle 1 mitgeteilten Resultate gewonnen wurden, in feuchter Luft oder in Wasser submers weiterkultiviert. Hierbei sei bemerkt, daß dies keine Schwierigkeit bot, wenn für geeignet niedrige Temperatur gesorgt wurde. So wuchs *Grimmia pulvinata* erst submers, nachdem sie bei + 3 ° C aufgestellt worden war. Andere Arten hielten sich nach gutem Auswaschen der anhaftenden Erde und öfterem Wasserwechsel bei Zimmertemperatur monatelang. Auf diese Weise bei + 15 ° C kultivierte *Barbula muralis* produzierte ganz normale Sprosse, während *Ceratodon purpureus* bei dieser Temperatur etiolementähnliche Erscheinungen zeigte, und erst bei + 5 ° C submers ziemlich normal wuchs. Natürlich war das Wachstum bei niederen Temperaturen immer mit Langsamkeit verbunden. Diese in Feuchtkultur gewachsenen Sprosse wurden nun teils der Lufttrockenheit ausgesetzt, teils denselben Exsikkatoren wie das betreffende Naturmaterial zugeteilt. Wie die Ergebnisse in folgender Tabelle 2 zeigen, war durchgehend bei den feucht kultivierten Sprossen aller benutzten Arten eine bedeutende Abnahme der Resistenz zu konstatieren, womit die Austrocknungsfähigkeit als eine von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts abhängige Größe charakterisiert ist und dem Laubmoosstämmchen eine deutliche Anpassungsfähigkeit an diese zugesprochen werden kann.

Die Feuchtigkeit wird in der Natur dem Moos nicht nur als tropfbar flüssiges Wasser geboten, sondern an nicht wenigen Standorten auch in Form von Wasserdampf. K. Müller (1909, S. 587 bis 598) hat nun in einer kleinen Studie experimentell nachgewiesen,

Tabelle 2.

F = in feuchter Luft, S = submers kultiviert. Sonstige Abkürzungen wie in Tabelle 1.

	Lufttrockenheit	Exsikkator-trockenheit
Barbula muralis	F, n. 7 W. tot	n. 5 W. tot
Bryum alpinum	F, n. 7 W. tot	n. 5 W. tot
— *argenteum*	F, n. 8 W. tot	n. 5 W. tot
	S, n. 6 W, tot	n. 3 W. tot
— *caespiticium*	F, n. 6 W. tot	n. 4 W. tot
— *capillare*	F, n. 5 W. tot	n. 4 W. tot
Catharinea undulata	F, n. 4 W. tot	n. 3 W. tot
	S, n. 2 W. tot	n. 1 W. tot
Tortula ruralis	S, n. 7 W. tot	n. 5 W. tot
Ceratodon purpureus	F, n. 6 W. d. Hälfte d. Zell. lbd.	n. 7 W. tot
	n. 9 W. tot	
	S, n. 5 W. tot	n. 2 W. tot
Funaria hygrometrica	F, n. 3 W. tot	n. 2 W. tot
	S. n. 2 W. tot	n. 1 W. tot
Grimmia pulvinata	S, n. 9 W. tot	n. 7 W. tot
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	S, n. 2 W. Gr. lbd.	n. 2 W. tot
	n. 3 W. tot	
— *splendens*	F, n. 4 W. tot	n. 3 W. Gr. lbd.
Mnium rostratum	F, n. 6 W. tot	n. 4 W. tot
	S, n. 4 W. tot	n. 2 W. tot

daß Laubmoose tatsächlich imstande sind, beträchtliche Mengen von Wasserdampf aus der Luft zu absorbieren. Es schien deshalb nicht zwecklos, die Resistenz unserer Objekte bei Austrocknung in Luft mit verschiedenem Wassergehalt zu prüfen. Zu diesem Zwecke wurden drei gleichgroße Exsikkatoren mit dem relativen Feuchtigkeitsgehalt von 90, 60 und 30 % hergestellt, indem sie nach den von Pfundt (1910, S. 5) angegebenen Werten mit 15,14-, 37,69- und 54-proz. Schwefelsäure beschickt wurden. Die Exsikkatoren befanden sich bei annähernd konstanter Temperatur von + 20° C. Als Versuchsobjekte kamen einesteils kräftig entwickelte Rasen von *Mnium rostratum* zur Verwendung, die auf Humus in einem Erlenwald frisch gesammelt waren. *Mnium rostratum* wurde deshalb benutzt, weil es eines der Moose ist, die man in der Natur sehr selten in ganz vertrocknetem Zustande antrifft. Des weiteren kam noch *Funaria hygometrica* in kräftigen Pflanzen mit männlichen Blüten zur Verwendung, die vom Lehmboden eines Ausstiches stammten. Die Ergebnisse sind in folgender Tabelle zusammengestellt, der auch das Verhalten des gleichen Versuchsmaterials gegenüber konz. Schwefelsäure angefügt ist.

Tabelle 3.

Die Brüche bezeichnen pro Blatt die lebenden Zellen.

	Funaria hygrometrica		*Mnium rostratum*	
	Nach 30 Tagen	Nach 40 Tagen	Nach 30 Tagen	Nach 40 Tagen
90 %	1/2—3/4 lbd.	1/2 lbd.	alles lebend	1/4—3/4 lbd.
60 %	1/2 lbd., mehrere Blätt. tot	Gr. bis 1/4 lbd., viele Blätter tot	1/2 lebend	Gr. bis 1/2 lbd., einige Blätter tot
30 %	Gr. bis 1/4 lbd., viele Blätter tot	Gr. lbd., viele Blätter tot	Gr. bis 1/4—1/2 lbd., d. Hälfte d. Blätter tot	Gr. bis 1/4 lbd., d. meisten Blätter tot
konz. H_2SO_4	einige Zellen lbd.	tot	Gr. lbd., die meisten Blätter tot	tot

Es ergab sich das Resultat, daß dem fallenden Feuchtigkeitsgehalt eine entsprechende Schädigung parallel geht, daß also die Luftfeuchtigkeit insofern von hoher Bedeutung für die Lebensdauer der Laubmoose ist, als sie diese verlängert. Denn steht am Standort dem Moos ein gewisser Feuchtigkeitsgehalt zur Verfügung, ist es dadurch vor einer zu weit gehenden und so schädigend wirkenden Verdunstung des Zellwassers geschützt.

Solche Verhältnisse finden sich nun tatsächlich in der Natur an einigen Standorten, wie Bachufer, Erlenbrüchen usw., wo die Moosvegetation aus *Mnium*-, *Bryum*- und *Hypnum*-Arten zusammengesetzt ist. Diese Schatten- und Waldpflanzen sind durch ihren Standort zugleich auch vor stärkerem Regen geschützt, dem die exponierte Standorte, wie Felsen und Bäume besiedelnden Arten in hohem Maße ausgesetzt sind. Während die Vorliebe oder Abneigung einer Art für Feuchtigkeit oder Trockenheit des Bodens und der Luft durch die Bezeichnung Hygrophyt und Xerophyt charakterisiert wird, wird dem Verhältnis der Pflanzen zu Regen und Tau durch die Einteilung Wiesners in ombrophile und ombrophobe Rechnung getragen. Die oben genannten Schatten- und Waldpflanzen kann man nun als ombrophobe Hygrophyten bezeichnen, denn an ihrem feuchten Standort sind sie vor zu starkem Regen geschützt. Haböck (1910, S. 187 ff.) hat neuerdings die Frage der Ombrophilie und Ombrophobie experimentell geprüft und schreibt in seinen einleitenden Bemerkungen: Xerophyten scheinen durchweg ombrophob zu sein. Bei Moosen scheint mir jedoch gerade die Kombination ombrophiler Xerophyt weit häufiger vorzukommen.

Man denke nur an die üppigen *Grimmia-*, *Racomitrium-* und *Andreaea-*Rasen auf Felsen, die doch zweifellos mit xerophytischen Protoplasten ausgestattet auf das erquickende Naß des Regens direkt angewiesen sind, daher als ombrophile Xerophyten bezeichnet werden können. Daß die ombrophile resp. ombrophobe Tendenz der Protoplasten bei der Verteilung der einzelnen Moosformen auf die verschiedenen Formationen in hohem Grade bestimmend gewesen ist, scheint mir daraus hervorzugehen, daß nach meinen Versuchen noch jetzt allen Moosarten mit Ausnahme von *Fontinalis* eine verhältnismäßig große Resistenz gegen Austrocknung eigen zu sein scheint.

Der xerophile resp. hygrophile Charakter einer Pflanzenform prägt sich nun auch äußerlich in der Wuchsform aus, indem bei Hygrophyten selten so dichte Polsterbildung auftritt, wie man sie bei Xerophyten an exponierten Standorten trifft. Daß nun durch die Polsterbildung und Dichtrasigkeit auch längere Zeit eine zu weit gehende und so schädigend wirkende Austrocknung vermieden wird, sollten folgende Versuche zeigen, in denen gleichzeitig Rasen und isolierte Stämmchen derselben Art der Lufttrockenheit ausgesetzt wurden. Dabei erfuhren die am Rand des Rasens stehenden fast die gleiche Schädigung wie die isolierten. Zum Vergleich mit letzteren wurden daher immer Pflanzen aus der Mitte des Rasens verwandt.

Tabelle 4.

	Rasen	Einzelstämmchen
Barbula muralis	nach 20 Wochen lbd.	nach 20 Wochen tot
Funaria hygrometrica	„ 8 „ „	„ 8 „ „
Ceratodon purpureus	„ 18 „ „	„ 18 „ „
Bryum capillare	„ 20 „ „	„ 20 „ „

Bei Beurteilung dieses Versuchs wird man jedoch auch die Hygroskopizität des Bodens in Rechnung bringen müssen, welche zweifellos das Resultat für die Moosrasen günstig heeinflußt hat, so daß das Ergebnis dahin zu erweitern ist, daß Moosrasen mit anhaftender Erde noch völlig lebten, als isolierte Stämmchen schon abgestorben waren. Immerhin erhellt aus diesen Angaben zur Genüge, daß die Wuchsform vieler Arten in dichten Rasen oder Polstern, wodurch die verdunstende Oberfläche bedeutend reduziert wird, von großer Wichtigkeit zum Überdauern von Trockenperioden ist.

In allen bisher besprochenen Versuchen hat die Trockenheit ununterbrochen so lange eingewirkt, bis ein schädigender Einfluß zu konstatieren war. Weit häufiger als dies, kommt es in der Natur vor, daß Austrocknen und Wiederbefeuchten öfters abwechseln. Schon der tägliche Rhythmus der Witterung — die Nacht meist feuchter wie der Tag — weist darauf hin, wobei wir die erwähnte Fähigkeit der Laubmoose, Wasser in Dampfzustand absorbieren zu können, in Berücksichtigung ziehen müssen. Um nun die Wirkung des öfteren Wechsels von Austrocknen und Wiederbefeuchten kennen zu lernen, wurden mehrere Arten abwechselnd bis zum völligen Turgeszenzzustand angefeuchtet und dann an der Luft getrocknet. Nach jeder Wiederholung wurden sie auf etwaige Schädigung geprüft. Es war vorauszusehen, daß durch die wiederholte Inanspruchnahme des Protoplasten eine Schwächung herbeigeführt würde, die die Resistenz herabsetzt, diese schließlich ganz aufhören läßt und so den Tod bedingt. In der Tat zeigte es sich, daß nach öfterem Austrocknen und Wiederanfeuchten der Tod eintrat. So war *Funaria* in einer Probe nach fünfmaligem Austrocknen, in einer anderen nach siebenmaligem abgestorben. Bei *Barbula muralis* waren nach zwölfmaliger Wiederholung die Randpflanzen des Rasens tot, die Blätter der inneren Stämmchen begannen an der Spitze abzusterben und waren nach sechszehnmaligem Austrocknen zur Hälfte getötet. Nach neunzehnmaliger Wiederholung waren sämtliche Blätter getötet. *Bryum capillare* war nach zehnmaliger Austrocknung tot, *Bryum pallens* nach achtmaliger, während *Plagiothecium denticulatum* nach zwölfmaliger Wiederholung abgestorben war. Daß bei dem Versuch mit *Barbula muralis* die am Rand des Rasens befindlichen Individuen eher tot waren wie die inneren, läßt ebenfalls die Wichtigkeit der Rasenbildung für die Lebensdauer mancher Laubmoose erkennen; denn die inneren Individuen waren infolgedessen keiner so weit gehenden Austrocknung ausgesetzt wie die am Rand befindlichen.

Eine Beschränkung auf die bisher geschilderten Untersuchungen, bei denen als Kriterium für die Schädigung der Zustand der Blattzellen benutzt wurde, würde ein nur unvollständiges Bild der Gesamtresistenz des Laubmoosstämmchens geben. Denn schon Schroeder fand, daß Moose bei Wiederbefeuchtung nach jahrelanger Lufttrockenheit neue Sprosse und Protonema produzierten, wodurch die Anwesenheit noch lebender Stengelelemente bewiesen war. Da dieser Vorgang von größter Wichtigkeit für den ökolo-

gischen Haushalt der Laubmoose ist, will auch ich etwas näher darauf eingehen. Wurde z. B. eine *Funaria*, deren Blätter nach achtwöchentlicher Exsikkatoraustrocknung völlig tot waren, in feuchte Luft oder submers gesetzt, so zeigte sich, daß hier und da die Stämmchen ihr Spitzenwachstum fortsetzten. Geeignet alte Pflanzen produzierten auch Seitensprosse. Ebenso trieb *Fontinalis*, die, wie wir gesehen haben, eine empfindliche Spezies gegen Lufttrockenheit ist, nach dreiwöchentlicher Einwirkung derselben mehrere junge Sprosse. Aus meinen Befunden seien noch folgende Beispiele herausgegriffen, wobei vorauszusetzen ist, daß die Blätter durch Austrocknung völlig getötet sind.

1. *Fontinalis antipyretica*, Blätter durch vierzehntägige Lufttrockenheit getötet: zahlreiche neue Sprosse; nach vierwöchentlicher Lufttrockenheit ebenfalls noch einige Sprosse.
2. *Hypnum splendens* und *H. triquetrum* bildeten nach dreimonatlicher Lufttrockenheit neue Sprosse und stengelbürtiges Protonema, an dem junge Pflänzchen entstanden.
3. *Hypnum exannulatum* und *H. aduncum* var. *polycarpum* nach dreivierteljähriger Lufttrockenheit zahlreiche Sprosse.
4. *Mnium hornum* nach sechsmonatlicher Lufttrockenheit neue Sprosse und stengelbürtiges Protonema.
5. *Bryum alpinum*, *B. capillare*, *B. argenteum* und *B. caespiticium*, $^3/_4$ bis 1 Jahr lang lufttrocken gesetzt: Sprosse und oft stengelbürtiges Protonema.
6. *Polytrichum septentrionale* nach einjähriger Lufttrockenheit zahlreiche Sprosse, auch an den älteren, längst der Blätter entkleideten Stengelteilen.
7. *Philonotis fontana*, $^3/_4$ Jahr lufttrocken, zahlreiche Sprosse und Protonema.
8. *Ceratodon purpureus*, $^3/_4$ Jahr lufttrocken desgl.
9. *Funaria hygrometrica*, $^1/_4$ Jahr lufttrocken, neue Sprosse.

Aus diesen Angaben geht deutlich hervor, wie nach dem Absterben der Blattzellen, das nach der vorangegangenen Schilderung in einer längeren Trockenperiode und wohl öfter in dem Wechsel von Austrocknung und Wiederbefeuchten seinen Grund haben kann, gewisse überlebende Zellen von längerer Lebensdauer durch regenerative Betätigung für Erhaltung des Individuums sorgen. Es muß betont werden, daß die gebildeten neuen Äste sehr oft aus älteren Stengelpartien ihren Ursprung nehmen. Eine nähere Unter-

suchung ergab nun, daß bei *Fontinalis*-Sprossen, deren Blattzellen durch siebentägige Lufttrockenheit völlig getötet waren, nach Freipräparierung des Vegetationspunktes die Scheitelzelle nebst benachbarten Zellen in den jüngsten Blattanlagen noch lebend war (Plasmolyse mit 5 % KNO_3, bei Wasserzutritt rückgängig). Ebenso lebte bei einer *Funaria*, deren Blätter nach vierzigtägiger Austrocknung über konz. Schwefelsäure abgestorben waren, die Scheitelzelle noch. Diese Tatsache, daß die jüngsten, embryonalen Gewebe eine längere Lebensdauer besitzen als die Blattzellen, findet ihre Erklärung dadurch, daß die den Vegetationspunkt umhüllenden Blätter längere Zeit eine zu weit gehende Verdunstung des Zellwassers der betreffenden Zellen verhindern. Dauerte die Austrocknung noch einige Zeit, zeigte die Terminalscheitelzelle kein Leben mehr. An den länger ausgetrockneten Exemplaren aller Arten entstanden deshalb auch durchgehend seitliche Sprosse, teilweise, wie schon erwähnt, auch an älteren Stengelteilen. Es wurden nun von den oben erwähnten Arten Stengel entblättert und plasmolysiert, wobei sich oft noch sehr viel Stengelzellen als lebend erwiesen. Einzelne dieser lebenden Zellen mußten der Ursprung sein für die Regenerationsprodukte, Protonema und Sprosse. Die nähere Untersuchung ergab nun, daß die Lateraltriebe aus sogenannten schlafenden Augen, d. h. Astanlagen mit einer Scheitelzelle entstehen. Diese Astanlagen, die Correns (1899 I, S. 267, 402; 1899 II, S. 397—410) mehrmals ausführlich behandelt hat, werden bei der normalen Bildung der Äste am Moosstengel übergangen und repräsentieren sich als schlafende Augen. Unsere Versuche zeigen nun, daß diese Scheitelpunkte die Eigenschaft besitzen, der Trockenheit größeren Widerstand zu leisten als die Blattzellen und daß sie mit der Potenz ausgestattet sind, unter geeigneten Außenbedingungen auszustreiben. Wie wir gesehen haben, sind sie sowohl bei pleurocarpen als acrocarpen Moosen vorhanden.

Es findet sich nun durchaus nicht in jedem Blattwinkel ein schlafendes Auge. Wo dies nicht gebildet ist, haben die entsprechenden Stengelzellen jedoch ebenfalls die Fähigkeit, längere Trockenperioden zu überdauern, und wachsen bei eintretender Feuchtigkeit zu Protonema aus (Zweigvorkeime). Dieses Protonema bildete in meinen Versuchen an den meisten der oben erwähnten Arten reichlich junge Pflänzchen, deren Rhizoiden die älteren Blätter und Stengel umschlangen.

Bei der von uns festgestellten großen Anpassungsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts ist es verständlich, daß Moose an exponierten Standorten durch die hier herrschenden Außenbedingungen — viele Winde, dadurch schnelle Austrocknung, Befeuchtung nur durch Regen und Tau — sich eine große Trockenresistenz erworben haben. Daß aber auch auf diese Arten der Rhythmus der Witterung mit seinem plötzlichen Wechsel von Nässe und Trockenheit einen schädigenden Einfluß ausüben wird, lassen unsere Versuche über öfteren Wechsel von Austrocknung und Wiederbefeuchtung schließen. Bestätigt wurde diese Annahme durch Beobachtungen in der Natur im Herbst des vergangenen Jahres. So bemerkte ich an Rasen von *Racomitrium heterostichum*, die an Urgestein wuchsen, wie nach Eintritt feuchter Witterung im September reichlich junge grüne Ästchen austrieben, die sich von den geschwärzten älteren Stämmchen scharf abhoben. Eine vorgenommene Untersuchung zeigte, daß die älteren Blätter bis auf wenige Gruppen lebender Zellen besonders im Basalteil des Blattes abgestorben waren. Ebenso stellte ich zur gleichen Jahreszeit in Tirol an *Grimmia ovata* und in Oberfranken an *Grimmia pulvinata* fest, daß bei Eintritt der feuchten Jahreszeit ein neues Sproßsystem von den älteren Stämmchen, deren Blätter nur ganz vereinzelt noch lebende Zellen enthielten, produziert wurde. Mehrere *Orthotrichum*-Arten, die an Bäumen wuchsen, fielen mir im Oktober in Tirol dadurch auf, daß der ältere gebräunte Rasen mit jungen grünen Trieben mosaikartig durchsetzt war. Die Blätter der älteren Stämmchen waren gänzlich tot, jedoch waren an ihnen grüne Kapseln vorhanden. Wir haben es in den angeführten Beispielen zweifellos mit Fällen zu tun, wo der durch die Unbilden der Witterung geschädigte Gametophyt bei Eintritt günstiger Außenbedingungen, wie Feuchtigkeit, zur Bildung eines neuen Sproßsystems geschritten ist, was ihm durch die Anwesenheit von schlafenden Augen ermöglicht wurde. Aber nicht nur bei öfterem Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit, auch bei einmaligem Wechsel der Feuchtigkeitsverhältnisse, wie er durch Überschwemmungen von Land oder Trockenlegung von Gewässern hervorgebracht wird, zeigt sich der große biologische Wert der Fähigkeit des Moosstämmchens, leicht ein neues Sproßsystem bilden zu können, das sich natürlich den neuen Außenbedingungen anpaßt, wofür noch einige Beispiele angeführt seien.

Im Sommer des Jahres 1907 waren die Moortümpel am Galgenteiche bei Altenberg im Erzgebirge durch die herrschende Dürre eingetrocknet und das hier üppig wuchernde *Hypnum exannulatum* var. *serratum*, die Schwimmform, war dabei bloßgelegt und dem Wechsel der Witterung ausgesetzt worden. Aus diesen früher schwimmenden, jetzt auf dem Boden liegenden Trieben, waren Sprosse hervorgewachsen, welche die var. *Rotae* repräsentierten, eine Form, die zwar auf feuchtem Boden, aber außerhalb des Wassers sich entwickeln kann. Die submerse Form war völlig abgestorben. Ein zweites Beispiel soll den Übergang der Landform in die submerse zeigen. In Tümpeln bei Leipzig, die im Sommer fast regelmäßig zeitig austrocknen, bildet sich dann von *Hypnum aduncum* die forma *polycarpum*, die zwischen Gramineen und Cyperaceen in einer feuchten Atmosphäre vorzüglich gedeiht. Nach erfolgter Unterwassersetzung dieses Terrains im Herbst entsteht aus diesen Sprossen im Laufe des Herbstes und Winters eine *forma pseudofluitans* mit ca. 15 bis 20 cm langen wenig verzweigten Trieben. Das letztere Beispiel, ebenso auch meine submersen Mooskulturen lehren, wie die dem Landleben angepaßten Sprosse bei Eintritt von größerer Feuchtigkeit bald zugrunde gehen und durch ein neues Sproßsystem abgelöst werden. Daß dieses neue Sproßsystem ganz evident den neuen Bedingungen angepaßt ist, zeigten Austrocknungsversuche mit den erwähnten zwei Formen von *Hypnum aduncum*. Während nämlich die Landform, *Hypnum aduncum* var. *polycarpum* nach 140 Tagen noch ca. ein Drittel lebende Blattzellen aufwies und im Exsikkator nach 70 Tagen noch ungefähr die Hälfte, war die submerse forma *pseudofluitans* nach 30 Tagen Lufttrockenheit und 25 Tagen Exsikkatortrockenheit völlig tot. Aber auch einige andere Arten, die ich ebenfalls an Standorten mit verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen sammelte, zeigten eine diesbezügliche Variation der Trockenresistenz. So ergab der Versuch, daß bei einer *Funaria*, die auf einer Mauer gesammelt war, nach 70 Tagen Lufttrockenheit noch fast die Hälfte der Blattzellen lebte, während *Funaria*-Rasen aus einem lehmigen Ausstich in derselben Zeit nur noch wenig lebende Zellen aufwies. *Ceratodon purpureus*, ebenfalls von einer Mauer, hatte nach 140 Tagen Lufttrockenheit noch Gruppen lebender Zellen in seinen Blättern. Eine feucht gewachsene Form derselben Art, die ich auf Ziegelsteinen in einem Tümpel fand, war nach 80 Tagen Lufttrockenheit tot. Die Schwimmform von *Hypnum cuspidatum* aus Ziegeleilachen hatte

nach 45 tägiger Lufttrockenheit keine lebende Zelle mehr, während die am Fuße einer Mauer gesammelten Exemplare noch nach 60-tägiger Austrocknung die Hälfte der Blattzellen lebend zeigten. Diese Beispiele mögen genügen, um die auf Grund unserer Experimente gefundene Anpassungsfähigkeit des Moosprotoplasten an die standörtlichen Feuchtigkeitsverhältnisse durch natürliche Beispiele zu bestätigen. Zuletzt sei noch ein Beispiel angeführt, wo die Bildung des Ersatzprozesses aus einem schlafenden Auge zur Regel geworden ist und dem ganzen Moos einen typischen, morphologischen Ausdruck verleiht. Ich meine das Stämmchen von *Hypnum splendens*. Wie bekannt, besteht dies Moos aus Fiederästen, die etagenartig auseinander entspringen. Die Bildung des Ersatzsprosses, die ich bei Leipzig und in Tirol im Herbst, in den Julischen Alpen im Frühling beobachtete, erfolgt nun an der Basis des letzten Fiedersprosses aus einem schlafenden Auge. Oft kommt es auch vor, daß zwei solcher Ersatzsprosse gebildet werden, deren jeder natürlich aus einem schlafenden Auge entspringt. Der neue Sproß wird gewöhnlich erst mehrere Zentimeter lang, ehe er Seitenäste treibt.

Kurz zusammengefaßt hat sich also ergeben, daß das Laubmoosstämmchen eine große Anpassungsfähigkeit an die bei seinem Wachstum herrschenden Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts besitzt, die sich uns durch die verschiedene Trockenresistenz der Standortsformen zu erkennen gibt. Die Folge dieser Anpassungsfähigkeit ist nun eine große Empfindlichkeit bei extremem Wechsel dieser Außenbedingung. Dieser Mangel wird jedoch kompensiert durch die ausgezeichnete Fähigkeit und Neigung, ein neues Sproßsystem zu bilden, das sich wiederum den neuen Verhältnissen anpassen wird. Daß ganz ähnliche Verhältnisse auch bei den Beziehungen der Moose zur Temperatur sich vorfinden, wird im zweiten Teile gezeigt werden.

b) Versuche mit Protonema.

Damit wollen wir das Laubmoosstämmchen verlassen und uns der Resistenz des Protonemas gegen Austrocknung zuwenden. In der Natur wird Protonema wohl selten größerer Trockenheit ausgesetzt sein, da die Keimung der Sporen in feuchte Perioden fällt und die Bildung von jungen Pflänzchen bei geeigneten äußeren Bedingungen schon an wenigen Protonemaästen vor sich gehen

kann. In meinen Kulturen zeigte sich, daß gerade die den schlechtesten Ernährungsbedingungen ausgesetzten Sporenvorkeime (mit Leitungswasser befeuchtet) reichlich junge Pflanzen bildeten, während bei solchen, die auf Fließpapier, das mit verdünnter Knopscher Lösung getränkt war, kultiviert waren, zwar eine reiche Protonemawucherung, aber keine jungen Pflanzen beobachtet wurden.

Hatte Rabe, wie in der Einleitung schon kurz erwähnt, mit eben gekeimten Moossporen operiert, machte ich meine Versuche mit weiter entwickelten Stadien. Rabe fand für gekeimte Sporen von *Barbula muralis*, *Bryum inclinatum* und *Physcomitrium pyriforme*, deren Keimschlauch die acht- bis zehnfache Länge des Sporendurchmessers maß, daß nach dreimonatlicher Lufttrockenheit die Hälfte des jungen Protonemas weiter wuchs. Nach gleich langer Exsikkatorbehandlung waren weniger als die Hälfte noch lebend, wobei nur ein Teil der Zellen weiterwuchs. Wurden die ersteren noch 5 Monate länger an der Luft getrocknet, wuchs ein beträchtlicher Teil von *Bryum*-Keimlingen nach dem Wiederbefeuchten weiter.

Auch für das Protonema wollte ich versuchen, einen Zusammenhang zwischen den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts und der Resistenz des Objektes gegen Austrocknung aufzusuchen. Deshalb war es mein Bestreben, Protonema von einigen Arten an natürlichen, trockneren Standorten zu sammeln und die entsprechende feuchte Kultur dazu herzustellen. Daher beziehen sich meine Versuche auch auf weiter entwickelte Stadien und nicht auf Keimlinge, wie sie Rabe verwandt hat. An der Mauer eines den Winter über leer stehenden Mistbeetes fand sich innen reichlich Protonema von *Catharinea undulata* mit jungen Pflänzchen, auf Blumentöpfen in einem Kalthaus solches von *Funaria hygrometrica* und von *Bryum argenteum.* Die Feuchtkultur von Protonema dieser drei Arten und außerdem von *Bryum inclinatum* und *Physcomitrium pyriforme* erzielte ich leicht, indem ich Sporen auf in Standzylinder schrägstehende mit Fließpapier belegte Objektträger brachte und mit Leitungswasser befeuchtete. Wie oben schon erwähnt, traten bald junge Pflanzen auf. Das Naturprotonema und auch das kultivierte wurde in gleicher Weise wie die Moosstämmchen der Luft- und Exsikkatortrockenheit ausgesetzt. In folgender Tabelle sind die Ergebnisse zusammengestellt.

Tabelle 5.

	Naturprotonema		Kultiv. Protonema	
	Luft-trockenheit	Exsikkator-trockenheit	Luft-trockenheit	Exsikkator-trockenheit
Catharinea undulata . .	n. 18 W. einz. Zellen lbd.	n. 15 W. tot	n. 12 W. tot	n. 5 W. tot
Bryum argenteum . . .	n. 15 W. einz. Zellen lbd.	n. 14 W. tot	n. 12 W. tot	n. 5 W. tot
Funaria hygrometrica .	n. 10 W. einz. Zellen lbd.	n. 7 W. tot	n. 5 W. tot	n. 2 W. tot
Bryum inclinatum . . .	—	—	n. 8 W. tot	n. 4 W. tot
Physcomitrium pyriforme	—	—	n. 7 W. tot	n. 4 W. tot

Man ersieht aus diesen Daten, daß auch die Vorkeime der Laubmoose in bezug auf ihre Trockenresistenz in erheblichem Maße von der Feuchtigkeit des Standortes abhängig sind.

c) Versuche mit jungen Sporogonen.

Weitere Versuche betrafen die Resistenz der Sporogone, wobei nur die jüngeren Seten, an denen äußerlich noch keine Differenzierung des obersten Teiles zur Kapsel wahrnehmbar ist, berücksichtigt wurden. In der Literatur fand ich nur in einer Arbeit von Dalmer (1891, S. 460) zwei Austrocknungsversuche mit schon weiter entwickelten Sporogonen erwähnt. Dalmer operierte einerseits mit Seten von *Mnium cuspidatum*, deren Alter er durch den Passus, daß sie eben die Calyptra abstreifen wollten, charakterisiert. Er fand, daß diese nach drei- bis vierwöchentlichem Austrocknen an der Luft wieder befeuchtet weiter wuchsen. Ähnliche Versuche zeigten mir nun, daß damit durchaus nicht nachgewiesen ist, „daß die jungen assimilierenden Zellen der Sporogone gerade so wie die Blattzellen starken Wasserverlust vertragen können", wie Dalmers Schlußfolgerung lautet. Denn die im Versuch eingetretene Kollabeszenz der assimilierenden Zellen, deren völliges Austrocknen durch die Kutikularisierung und Gewebsdifferenzierung längere Zeit hintenan gehalten wird, kann man höchstens mit dem Welken der Phanerogamen, die dies teilweise auch bis zu einem gewissen Grade vertragen, in Parallele bringen. Dalmer gibt dann noch an, daß auch *Polytrichum*-Sporogone drei- bis vierwöchentliches Austrocknen vertragen können, wobei er deren Alter nicht näher bezeichnet.

Von Anfang an schien mir bei den Austrocknungsversuchen mit jungen Sporogonen eine besondere Beachtung die Funktion

der Haube zu verdienen, die durch ihren anatomischen Bau zu einem die Verdunstung hindernden Organ präformiert ist. In folgender Tabelle sind die Ergebnisse für Austrocknungsversuche von jungen Sporogonen mit Hauben und für solche von demselben Material, deren Hauben ohne Verletzung des Scheitelpunktes entfernt werden konnten, zusammengestellt.

Tabelle 6.

	Lufttrockenheit		Exsikkatortrockenheit	
	Mit Haube	Ohne Haube	Mit Haube	Ohne Haube
Dicranum fuscescens . .	n. 16 W. lbd.	n. 5 W. tot	n. 10 W. lbd.	n. 3 W. tot
Bartramia ityphylla . .	n. 9 W. lbd.	n. 4 W. tot	n. 6 W. lbd.	n. 2 W. tot
Mnium hornum . . .	n. 10 W. lbd.	n. 4 W. tot	n. 7 W. lbd.	n. 2 W. tot
Barbula muralis . . .	n. 25 W. lbd.	n. 6 W. tot	n. 13 W. lbd., n. 17 W. tot	n. 3 W. tot
Funaria hygrometrica .	n. 10 W. lbd.	n. 2 W. tot	n. 5 W. lbd.	n. 1 W. tot
Webera nutans	n. 15 W. lbd., n. 21 W. tot	—	n. 10 W. lbd., n. 13 W. tot	—
Plagiothecium denticulatum	n. 11 W. lbd., n. 15 W. tot	—	n. 6 W. lbd., n. 10 W. tot	—
Ceratodon purpureus . .	n. 24 W. lbd., n. 29 W. tot	—	n. 14 W. lbd., n. 16 W. tot	—

Die mitgeteilten Resultate zeigen nun aufs deutlichste, daß die Haube für die jungen Stadien von Seten, wie wir sie oben charakterisiert haben, bei Trockenheit von wesentlichem Werte ist; denn einerseits wird durch ihre meist zylindrisch eng anschließende Gestalt, andererseits durch die physikalische Beschaffenheit des isolierten Gewebemantels eine Schutzhülle des jungen Kapselmeristems erzielt.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden die unversehrten Seten mit ihrem Gametophyt der Austrocknung ausgesetzt.

Es zeigte sich, wie aus der Tabelle 7 zu ersehen ist, die interessante Tatsache, daß bei allen untersuchten Arten die Seten gegen Trockenheit resistenter waren als die Blätter der zugehörigen Stämmchen, während sterile Pflanzen oder solche mit Blüten weit längere Zeit Trockenheit aushielten, wie man aus Tabelle 1 ersehen kann. Diese Tatsache erklärt sich durch den Altersunterschied der Sprosse. Wir haben hier ein Beispiel, das uns demonstriert, wie die Resistenz des Moosstämmchens unter dem Einfluß des Witterungswechsels allmählich abnimmt. Dies kann so weit gehen,

Tabelle 7.

	Lufttrockenheit		Exsikkatortrockenheit	
	Junge Seten	Laub	Junge Seten	Laub
Funaria hygrometrica .	n. 10 W. lbd.	n. 9 W. tot	n. 6 W. lbd.	n. 4 W. tot bis auf einzelne Zellen
Dicranum fuscescens . .	n. 17 W. lbd.	n. 15 W. tot	n. 11 W. lbd.	n. 11 W. tot
Bartramia ityphylla . .	n. 9 W. lbd.	n. 7 W. tot bis auf einzelne Zellen	n. 6 W. lbd.	n. 6 W. tot
Mnium hornum . . .	n. 10 W. lbd.	n. 7 W. tot	n. 6 W. lbd.	n. 5 W. tot bis auf einzelne Zellen
Barbula muralis . . .	n. 23 W. lbd.	n. 18 W. tot	n. 15 W. lbd.	n. 10 W. tot bis auf einzelne Zellen

daß schließlich die Blätter des Gametophyten getötet sind, während die dazu gehörigen Seten, die einem jüngeren Stadium angehören, noch leben. Auf Seite 400 habe ich schon bei Gelegenheit der Schädigung des Gametophyten in der Natur ein *Orthotrichum* erwähnt, dessen Seten tragende Sprosse völlig tote Blattzellen aufwiesen, während die Seten noch grün und ziemlich jung waren. Daß andererseits auch die jungen Sporogone in der Natur durch Austrocknung zugrunde gehen können, ist eine längst bekannte Tatsache. So schrieb Lorentz (1860, S. 14) die spärliche Fruchtbildung von *Trichostomum flexicaule* besonders dem Umstand zu, daß die jungen Früchte der Sonne ausgesetzt sehr leicht vertrocknen. Auch ich konnte im Laufe meiner bryologischen Beobachtungen öfters konstatieren, daß die Seten ganzer Rasen zweifellos durch Trockenheit an exponierten, den Sonnenstrahlen ausgesetzten Standorten abgetötet worden waren. So fand ich diese Erscheinung im Sommer 1910 bei *Ceratodon purpureus*, *Georgia pellucida*, *Funaria hygrometrica*, *Webera nutans* und *Bryum pallens*.

Hatte sich bei Stämmchen und Protonema ein Zusammenhang zwischen Resistenz gegen Trockenheit und Feuchtigkeit des Standorts nachweisen lassen, lag es nahe, gleiche Versuche mit jungen Seten anzustellen. Dazu bot *Funaria* ein geeignetes Versuchsobjekt, da Rasen dieser Art, die durch Sporenaussaat auf Erde erzielt worden waren, wobei für eine dauernd feuchte Atmosphäre gesorgt war, nach mehreren Wochen junge Seten produzierten, die

mit solchen von natürlichem Standort inbezug auf ihre Trockenresistenz verglichen wurden.

Tabelle 8.

	Lufttrockenheit	Exsikkatortrockenheit
Feucht kultivierte Seten . .	n. 5 W. tot	n. 2 W. tot
Seten aus der Natur . . .	n. 10 W. lbd.	n. 4 W. lbd., n. 5 W. tot

Der Vergleich zeigt ganz deutlich, daß auch die Sporogone in gewissem Grade eine Anpassungsfähigkeit an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts besitzen, indem sie dementsprechend ihre Trockenresistenz regulieren.

d) Versuche mit Brutorganen.

Nun noch einige Worte über die Resistenz der Brutorgane. Schröder teilt schon mit, daß Brutorgane von *Orthotrichum obtusifolium* nach zweijährigem Aufbewahren im Herbar noch lebten, während die Blätter bis auf einzelne Zellen schon abgestorben waren. Auch ich konnte in den von mir untersuchten Fällen konstatieren, daß die Brutorgane die Blattzellen überleben. Ein reichlich mit Brutorganen versehenes, steriles *Leptobryum pyriforme*, das auf einem Koksbeet im Botanischen Garten gewachsen war, diente zum ersten Versuch. Laub und Stämmchen dieses Materials waren nach 80 Tagen Lufttrockenheit tot, während die Brutorgane noch nach 150 Tagen zum größten Teile keimten, wenn sie auf feuchtes Fließpapier übertragen wurden. Ein *Bryum capillare*, dessen Blattzellen nach 10 Monaten sämtlich tot waren, zeigte nach 20 Monaten noch viele lebende Brutorgane. *Orthotrichum Lyellii*, welches zwei Jahre im Herbar gelegen hatte, zeigte keine lebenden Blattzellen mehr, dagegen lebte ungefähr die Hälfte der Brutorgane noch. Daraus erhellt deutlich, wie wichtig die resistenteren Brutorgane für die Fortexistenz eines Mooses sind und daß durch diese gesteigerte Trockenresistenz den Brutorganen und damit dem Moos auch bei Sterilität eine große Verbreitung ermöglicht werden kann.

B. Die Einwirkung wasserentziehender Lösungen.

Im Anschluß an die Austrocknung der Laubmoosprotoplasten an der Luft und im Schwefelsäureexsikkator wurden Versuche angestellt, wo Laubmoose dem Einfluß osmotisch wirkender Flüssig-

keiten, wie Kaliumnitrat, Glyzerin, Trauben- und Rohrzucker ausgesetzt wurden. Einmal wurden die die Objekte enthaltenden Flüssigkeiten bis zum völligen Auskristallisieren des gelösten Stoffes an der Luft der Eintrocknung überlassen, während das andere Mal das osmotische Medium bei konstanter Konzentration erhalten wurde. Die Wirkung der osmotischen Flüssigkeiten kann natürlich nicht ohne weiteres mit der Verminderung des Turgors durch Verdunsten des Zellwassers in Parallele gebracht werden; denn infolge der mit Notwendigkeit eintretenden Plasmolyse werden durch Abheben des Protoplasten von der Zellwand eigenartige Bedingungen geschaffen, denen sich durch den allmählichen Wechsel der Konzentration des umgebenden Mediums und der osmotischen Druckzustände besondere Reaktionen zugesellen werden. Sind diese Versuche also weniger geeignet, mit biologischen Verhältnissen in Beziehung gebracht zu werden, so war es doch interessant zu vergleichen, wie die Potenz der Laubmoosprotoplasten, bedeutenden Wasserentzug zu ertragen, unter diesen veränderten Außenbedingungen zutage tritt.

a) Eintrocknung der wasserentziehenden Medien an der Luft.

1. Versuche mit Laubmoosstämmchen.

Wenden wir uns zunächst den Versuchen zu, bei denen das osmotische Medium, in dem sich die Objekte befanden, an der Luft eingetrocknet wurde. Zur Verwendung kam 5 % Kaliumitratlösung und dieser isosmotische Lösungen von Glyzerin, Trauben- und Rohrzucker. Die Objekte wurden immer durch vorheriges Einlegen in Wasser zur vollen Turgeszenz gebracht und dann in Uhrschälchen von 5 cm Durchmesser, die gleiche Quanta der Lösungen enthielten, im Zimmer bei ca. + 20° C der Luft- resp. Exsikkatoraustrocknung überlassen. Nach einigen Tagen war das Wasser verdunstet und die Objekte waren dann mit den kristallinischen Massen der Zucker und des Kaliumnitrats bedeckt, resp. befanden sie sich in dem eingedickten Glyzerin. Ein völliger Einschluß der Objekte erfolgte beim Versuch mit Rohrzuckerlösung; hier bildete sich auf dem Boden des Uhrschälchens eine gleichmäßige kristallinische Schicht. Der Traubenzucker war in hirsekorn- bis erbsengroßen Warzen verteilt, während das Kaliumnitrat als dünne kristallisierte Schicht den Boden bedeckte.

Von Wichtigkeit für die Beurteilung des Ganges der Austrocknung sind die Prozentgehalte der gesättigten Lösungen, bei deren Eindampfung die Ausscheidung des gelösten Stoffes beginnt. Bis zum völligen Verdampfen des Wassers befanden sich also die Objekte in gesättigten Lösungen der Stoffe. Die konzentrierte Lösung Traubenzucker enthält bei + 20° C 50 % Zucker gelöst, genau auf 102 Teile Wasser 100 Teile Zucker, die von Kaliumnitrat 23,8 % Kaliumnitrat und eine solche von Rohrzucker 67,09 % Rohrzucker. Die Wiederbefeuchtung des eingetrockneten Inhaltes der Uhrschälchen erfolgte dergestalt, daß aus einem Gefäß durch schmale Fließpapierstreifen ein Wasserstrom in die Uhrschälchen geleitet und durch einen zweiten Streifen das Wasser aus den Schälchen entfernt wurde, so daß ein gleichmäßiger Strom die Uhrschälchen passierte und die gelösten Stoffe fortführte. Bei schneller Wasserzufuhr und Auflösung zeigte sich jedoch dasselbe Resultat wie bei der langsamen.

Auf diese Weise vorgenommene Austrocknung von Laubmoosblättern in Kaliumnitrat- und Glyzerinlösung ergab durchweg negative Resultate, was die Erfahrung verschiedener Forscher an anderen pflanzlichen Objekten, daß die erwähnten Stoffe in verdünnten Lösungen giftig wirken, bestätigt. Es war an meinen Objekten mittels verschieden starker Kaliumnitratlösung keine einzige Zelle mehr plasmolysierbar. Um nun die giftige Wirkung des Kaliumnitrats abzuschwächen resp. aufzuheben, wurde eine Lösung mit 3 % Kaliumnitrat und 1 % Calciumchlorid zu Versuchen mit Blättern von 11 Arten verwandt, die also in Kaliumnitratlösungen allein sämtlich abgestorben waren. Von diesen lebten nach dem Wiederbefeuchten sechs Arten, nämlich *Barbula muralis, Bryum argenteum, Catharinea undulata, Ceratodon purpureus, Grimmia pulvinata* und *Dicranum fuscescens*, die übrigen fünf, nämlich *Plagiothecium denticulatum, Funaria hygrometrica, Mnium rostratum, Mnium hornum* und *Hypnum purum* waren auch hier getötet. Wie aus den in Tabelle 1 mitgeteilten Angaben ersichtlich ist, gehören die sechs lebenden Spezies sämtlich zu den gegen Lufttrockenheit resistenteren Arten, während die getöteten fünf zu den empfindlicheren gehören. Es ergibt sich also das Resultat, daß nur die an der Luft austrocknungsfähigsten Spezies durch Beifügung von Calciumchlorid die Wasserentziehung durch Kaliumnitratlösung aushalten resp. der giftige Einfluß des Kaliumnitrats nur bei diesen Arten aufgehoben wird.

Über die Resistenz der Laubmoosblätter gegenüber Eintrocknung an der Luft in Rohr- und Traubenzuckerlösung geben Spalte 2 und 3 der folgenden Tabelle Aufschluß. Es zeigte sich, daß von 24 untersuchten Arten 19 die Eintrocknung in Rohrzucker-, 11 die in Traubenzuckerlösung überstanden hatten. Bemerkenswert ist, daß keine Art nur das Eintrocknen in Traubenzuckerlösung ausgehalten hat, sondern daß auch stets dort, wo letzterer nicht tödlich wirkte, Rohrzucker ohne schädigenden Einfluß war. Fünf Arten, nämlich zwei pleurocarpe Waldbewohner *Hypnum purum* und *H. splendens*, ferner *Funaria hygrometrica* und *Fontinalis antipyretica* und *F. squamosa* zeigten auch bei Eintrocknung in den beiden Zuckerlösungen nach dem Wiederbefeuchten keine lebenden Blattzellen mehr.

Tabelle 9.

F = in feuchter Luft, S = submers kultiviert.

	Naturpflanzen		Feuchtkulturen	
	Traubenzucker	Rohrzucker	Traubenzucker	Rohrzucker
Dicranum fuscescens	lbd.	lbd.	—	—
Ceratodon purpureus	lbd.	lbd.	F tot	lbd.
Barbula muralis	tot	lbd.	F tot	lbd.
Grimmia pulvinata	lbd.	lbd.	—	—
Racomitrium heterostichum	tot	lbd.	F tot	tot
Funaria hygrometrica	tot	tot	—	—
Webera nutans	lbd.	lbd.	—	—
Bryum alpinum	lbd.	lbd.	—	—
— *argenteum*	lbd.	lbd.	F lbd., S tot	F. lbd., S. lbd.
— *caespiticium*	tot	lbd.	F tot	tot
— *capillare*	lbd.	lbd.	F tot	tot
Mnium rostratum	lbd.	lbd.	—	—
— *hornum*	tot	lbd.	—	—
— *undulatum*	tot	lbd.	—	—
Philonotis fontana	lbd.	lbd.	—	—
Bartramia ityphylla	lbd.	lbd.	—	—
Catharinea undulata	tot	lbd.	F lbd., S tot	F lbd., S tot
Fontinalis antipyretica	tot	tot	—	—
— *squamosa*	tot	tot	—	—
Isothecium Vallis-Ilsae	lbd.	lbd.	—	—
Plagiothecium denticulatum	tot	lbd.	F. lbd.	lbd.
Hypnum aduncum var. *polycarpum* (Landform)	lbd.	lbd.	S tot	lbd.
— *purum*	tot	tot	—	—
— *splendens*	tot	tot	—	—

Da ich gefunden habe, daß die Resistenz gegen Luft- und Exsikkatortrockenheit von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts abhängig ist, war es interessant festzustellen, ob auch bei Wasserentziehung durch plasmolysierende Lösungen eine Parallele zwischen Resistenz und Feuchtigkeit des Standorts vorhanden sei. Die Versuchsergebnisse mit Sprossen von zehn Arten, die außer dem submers gezogenen *Hypnum aduncum*, var. *polycarpum* in feuchter Luft kultiviert worden waren, sind in vorhergehender Tabelle in Spalte 4 und 5 angefügt. Ein Vergleich zwischen dem Material von den trockneren natürlichen Standorten und den feucht kultivierten zeigt bei letzterem eine Abnahme der Resistenz. Hervorzuheben ist aber, daß von den zehn in Betracht gezogenen Arten sechs, davon zwei auch nach submerser Kultur bei Eintrocknung in Rohrzuckerlösung lebend geblieben waren. *Catharinea undulata* und *Plagiothecium denticulatum* haben sich nur in der feuchtkultivierten Form gegen die Eintrocknung in Traubenzuckerlösung resistent gezeigt. Im allgemeinen läßt sich wohl sagen, daß die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts auch die Resistenz gegen eine Wasserentziehung unter den hier gegebenen physikalischen Verhältnissen beeinflussen, die Ausnahmen aber in dem abnormen Zustande, in dem der Moosprotoplast sich befand, ihre Begründung finden können. Es ist auch zu berücksichtigen, daß bei dem Aufenthalt in den Lösungen eine Aufnahme des gelösten Stoffes durch den Protoplasten erfolgt, wie weiter unten noch nachgewiesen werden wird, die wohl imstande sein dürfte, durch Erhöhung des osmotischen Druckes der Zelle die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung zu steigern.

Um nun auch die bei dieser Art Austrocknung wirksamen Faktoren kennen zu lernen, wurden Versuche angestellt, wo die Schnelligkeit der Austrocknung und die Intensität getrennt wurden und so einzeln bewertet werden konnten. Zu diesem Zwecke wurden in denselben Lösungen von Trauben- und Rohrzucker wie oben mit Blättern von sechs resistenteren Arten drei gleiche Serien hergestellt, deren jede also 12 Uhrschälchen, jede Art in Rohr- und Traubenzucker enthielt. Die erste Serie erfuhr dieselbe Behandlung wie die in Tabelle 9 erwähnten Arten, d. h. nach erfolgter Eintrocknung in der Luft im Zimmer bei $+20^{0}$ C, wobei die Uhrschälchen auf einem Tisch standen, wurden die Objekte sofort allmählich wieder befeuchtet und auf ihre Lebensfähigkeit untersucht. Um nun die Intensität der Austrocknung zu erhöhen,

wurde die zweite Serie nach erfolgter Eintrocknung an der Luft noch zehn Tage in einen Schwefelsäureexsikkator gebracht und dann erst befeuchtet und untersucht. Die dritte Serie kam zwecks Verminderung der Schnelligkeit der Eintrocknung auf ein Wandregal, das sich fast unter der Decke des ungeheizten Zimmers befand, wodurch die Eintrocknung gegenüber Serie 2 um 1½ Tag verzögert wurde. Nach erfolgter Eintrocknung wurde diese Serie sofort untersucht.

Tabelle 10.

	Traubenzucker			Rohrzucker		
	Serie 1. Normale Lufteintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 T. Exsikkatortr.	Serie 3. Lufteintrockn. auf Regal	Serie 1. Normale Lufteintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 T. Exsikkatortr.	Serie 3. Lufteintrockn. auf Regal
Dicranum fuscescens	lbd.	tot	Gr. bis ¼ lbd.	½ lbd.	Basalzellen lbd.	lbd.
Racomitrium heterostichum	lbd.	tot	tot	tot	tot	½ lbd.
Mnium hornum	Basalzellen lbd.	tot	tot	Basalzellen lbd.	tot	Basalzellen lbd.
Bryum capillare	desgl.	tot	tot	lbd.	lbd.	½ lbd.
Bartramia ityphylla	lbd.	tot	tot	Gr. lbd.	tot	einz. Zellen lbd.
Philonotis fontana	Basalzellen lbd.	tot	tot	tot	tot	Basalzellen lbd.

In Tabelle 10 sind die Ergebnisse der Versuche zusammengestellt. Es ergab sich also, daß durch die intensivere Austrocknung, hervorgerufen durch zehntägigen Aufenthalt im Exsikkator, in der Traubenzuckerlösung sämtliche bei normaler Luftaustrocknung (Serie 1) lebende Arten getötet, in der Rohrzuckerlösung drei Arten dadurch getötet oder geschädigt waren. Die dritte Serie lehrt, daß ein verlangsamtes Eintrocknen in Traubenzucker sehr schädigend wirkt gegenüber dem normalen, während bei Rohrzucker das umgekehrte Verhältnis stattfand, indem die langsamere Eintrocknung günstigere Resultate zeigte. Wie wir noch sehen werden, dringt bei Aufenthalt in der Trauben- und Rohrzuckerlösung Zucker in die Zellen ein. Nach obigen Versuchen müssen wir annehmen, daß dabei der Traubenzucker einen schädigenden Einfluß auf den Protoplasten ausübt, der bei Rohrzucker unterbleibt.

Um nun neben Schnelligkeit und Intensität der Austrocknung auch die Dauer des ausgetrockneten Zustandes in den Kreis der Beobachtung zu ziehen und deren Einfluß festzustellen, mögen noch einige diesbezügliche Versuchsreihen besprochen werden, zu der einige weitere sehr resistente Arten verwendet wurden. Die beiden ersten Serien wurden ebenfalls an der Luft eingetrocknet, die zweite aber dann noch zehn Tage in den Schwefelsäureexsikkator gebracht, während die dritte sofort in den Exsikkator kam. Eine vierte, normal an der Luft eingetrocknete Serie wurde nach erfolgter Austrocknung noch vierzig Tage an der Luft stehen gelassen, um die Einwirkung der Dauer festzustellen.

Tabelle 11.

	Traubenzucker				Rohrzucker			
	Serie 1. Normale Lufteintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 Tage Exsikkat.-Trock.	Serie 3. Exsikkatoreintrocknung	Serie 4. Lufteintrockn. u. 40 Tage Aufenthalt daselbst	Serie 1. Normale Lufteintrocknung	Serie 2. Desgl. + 10 Tage Exsikkat.-trockenheit	Serie 3. Exsikkatoreintrocknung	Serie 4. Lufteintrockn. u. 40 Tage Aufenthalt daselbst
Barbula muralis	lbd.	lbd.	tot	tot	lbd.	lbd.	Gr. lbd.	$^1/_2$ lbd.
Grimmia pulvinata	lbd.	lbd.	Basalzellen lbd.	$^1/_3$ lbd.	lbd.	lbd.	lbd.	$^1/_4$ lbd.
Webera nutans	lbd.	tot	tot	tot	lbd.	lbd.	Gr. lbd.	tot

Aus dem Versuch geht deutlich hervor, wie sowohl die durch den Exsikkator gesteigerte Intensität eine bedeutendere Schädigung gegenüber der normalen Luftaustrocknung ausübt, daß aber auch die Schnelligkeit, mit der die Austrocknung erfolgt, von Einfluß ist. Denn die gleich im Exsikkator eingetrockneten Proben sind weit mehr geschädigt als die an der Luft eingetrockneten und dann nachträglich in den Exsikkator gebrachten. Ein Vergleich von Serie 1 mit 2 zeigt, daß die Dauer der Einwirkung eine große Rolle spielt. Alle drei Spezies, die noch 40 Tage an der Luft gestanden hatten, sind nur noch partiell lebend oder tot.

Im allgemeinen ergibt sich also aus unseren Darlegungen, daß bei geeigneter Wahl einer indifferenten osmotischen Lösung (in unseren Versuchen Rohrzucker) die meisten Moose große Resistenz gegen die Wirkung von Wasserentzug auf osmotischem Wege besitzen, die aber durch gesteigerte Intensität des Wasserentzugs oder längere Dauer des ausgetrockneten Zustandes vermindert und schließlich vernichtet werden kann.

2. Versuche mit jungen Sporogonen, Protonema und Sporen.

An diese Versuche mit Moosblättern anschließend wurden junge Seten von *Barbula muralis*, *Webera nutans*, *Funaria hygrometrica* und *Mnium hornum* in gleiche wie oben benützte isosmotische Lösungen der Austrocknung an der Luft ausgesetzt. Da jedoch bei diesen flüssigen Medien die schützende Wirkung der Haube ausgeschlossen war, die, wie wir festgestellt haben, das Ertragen längerer Lufttrockenheit den jungen Sporogonen ermöglicht, so war nicht verwunderlich, daß nach erfolgter Wiederbefeuchtung in den Seten aller 4 Spezies nicht eine lebende Zelle mehr aufzufinden war. Das gleiche Resultat ergab sich bei analogen Versuchen mit kultiviertem Protonema von *Bryum capillare*, *Funaria hygrometrica* und *Physcomitrium pyriforme*. Versuche, die jedoch mit Sporen dieser drei Arten angestellt wurden, zeigten die gleichen Ergebnisse wie die Moosblätter. Die in Kaliumnitrat und Glyzerinlösung eingetrockneten Sporen keimten nach Überführung in Wasser nicht mehr, während die mit Trauben- und Rohrzucker behandelten fast alle keimten. Die Sporen waren vor dem Einlegen in die plasmolysierenden Medien mit Leitungswasser zu voller Turgeszenz gebracht worden.

b) Einwirkung wasserentziehender Medien von konstanter Konzentration.

Des weiteren wurde nun noch geprüft, ob die Laubmoosstämmchen durch einen Aufenthalt in wasserentziehenden Medien, wenn diese im Gegensatz zu obigen Versuchen bei konstanter Konzentration gehalten werden, Schaden erleiden oder mehr oder weniger lange Zeit ihre Lebensfähigkeit bewahren können. Deshalb wurden einmal Stämmchen von *Plagiothecium denticulatum*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum capillare*, *Bryum caespiticium*, *Mnium rostratum* und *Catharinea undulata* in turgeszentem Zustande in die schon oben benützten einer 5 prozentigen Kaliumnitratlösung isotonischen Lösungen von Kaliumnitrat, Glyzerin, Trauben- und Rohrzucker gebracht. Die in Kaliumnitrat liegenden Objekte waren nach einem Tage sämtlich tot bis auf das *Plagiothecium denticulatum*, das nach sieben Tagen noch deutlich plasmolysierte Zellen zeigte, deren Plasmolyse bei Wasserzutritt zurückging. Nach neun Tagen trat auch hier der Tod ein. Bei den in Trauben- und Rohrzuckerlösung befindlichen Objekten war die Plasmolyse schon nach einem Tage völlig ausgeglichen, wodurch eine Aufnahme

des gelösten Stoffes erwiesen ist. Damit war natürlich die wasserentziehende Kraft dieser osmotischen Lösung aufgehoben. Trotzdem will ich anführen, wie lange sich die Objekte in den Lösungen lebend erhielten. In Traubenzucker war *Funaria* und *Mnium rostratum* nach drei Tagen tot. Von *Catharinea undulata*, den beiden *Brya* und *Plagiothecium denticulatum* lebten nach vierzehn Tagen noch einzelne Blätter, die nach zwanzig Tagen auch abgestorben waren. Den günstigsten Resultaten begegnen wir, entsprechend den obigen Versuchen, bei Rohrzucker. In dessen Lösung war zwar die *Funaria* nach drei Tagen tot, *Plagiothecium*, *Mnium* und *Catharinea* aber nach dreißig Tagen noch lebend, nach vierzig jedoch auch tot, während die Blätter der beiden *Brya* noch nach 65 Tagen ganz oder teilweise lebten, um erst nach 75 Tagen vollständig abgestorben zu sein.

Ferner kamen Stämmchen mehrerer Arten in konzentrierte Lösungen unserer vier Stoffe.

Tabelle 12.

	konz. Kaliumnitrat	konz. Glyzerin	konz. Traubenzucker	konz. Rohrzucker
Funaria hygrometrica .	n. 1 Tag tot	n. 1 Tag tot	n. 1 Tag tot	n. 1 Tag tot
Bryum caespiticium . .	desgl.	desgl.	desgl.	n. 1 Tag einzelne Zellen lbd., n. 2 Tagen tot
Mnium rostratum . . .	n. 1 Tag einz. Gr. v. Zellen lbd., n. 2 Tagen tot	desgl.	desgl.	n. 2 Tag. einzelne Zellen lbd., n. 3 Tagen tot
Catharinea undulata . .	n. 1 Tag einz. Blätter lbd., n. 2 Tagen tot	desgl.	n. 2 Tagen Gr. bis $^1/_2$ lbd., n. 3 Tagen tot	n. 3 Tagen Gr. lbd., n. 4 Tagen tot
Plagiothecium denticulatum	n. 1 Tag tot	desgl.	n. 1 Tag tot	n. 2 Tagen Gr. bis $^1/_2$ lbd., n. 3 Tagen tot

Hierbei zeigte es sich, daß in konzentriertem Kaliumnitrat *Mnium rostratum* und *Catharinea undulata* nach 24 Stunden noch Gruppen lebender Zellen aufwiesen, während in derselben Zeit in einer 5-prozentigen Lösung, wie wir gesehen haben, schon der Tod erfolgt war. Die in konzentrierter Trauben- und Rohrzuckerlösung befindlichen Objekte zeigten dagegen ungünstigere Resultate als bei Einwirkung von verdünnten Lösungen. Es ist dies nicht ver-

wunderlich, da der osmotische Wert der konzentrierten Lösungen und also die wasserentziehende Kraft sehr groß ist. Deshalb können wir hier einen Austrocknungstod annehmen. Am resistentesten erwies sich *Catharinea undulata*, welche in konzentrierte Rohrzuckerlösung nach 3 Tagen noch lebte.

2. Abschnitt. Die Resistenz der Laubmoose gegen Temperaturen unter dem Nullpunkt.

a) Einleitende Bemerkungen.

Wenn wir im folgenden zu den Untersuchungen über den Einfluß von Kälte auf Laubmoose übergehen, so werden wir nur die Wirkung derjenigen Temperaturen unter dem Nullpunkt in den Kreis der Betrachtung ziehen, bei denen normalerweise Eisbildung stattfindet. Nach der Auffassung von Müller-Thurgau, der sich Molisch anschloß, ist die Wasserentziehung durch Eisbildung das den Tod der Pflanze bedingende Moment. Darnach ist also die Todesursache beim Erfrieren die gleiche wie beim Austrocknungstod. Nachdem schon Pfeffer (1904, S. 315 ff.) gegen die generelle Gültigkeit dieser Annahme berechtigte Einwände gemacht hatte, suchten Mez und seine Schüler in ihren Arbeiten unter Zuhilfenahme genauer physikalischer Methoden der Müller-Thurgauschen Theorie völlig den Boden zu entziehen. Sie stellten nämlich für viele Objekte fest, daß Eispunkt, d. h. der Punkt, wo alles vorhandene Zellwasser zu Eis erstarrt ist, und Erfrierpunkt nicht zusammenfallen, letzterer vielmehr ein für jeden Organismus verschiedenes Mininum repräsentiere. Neuerdings ist jedoch Fischer (1911, S. 133 - 234) auf Grund physikalisch-chemischer Studien an Kolloiden wieder für die Müller-Thurgausche Ansicht eingetreten. Aus diesen kurzen Hinweisen ersieht man, daß das Erfrierproblem noch keineswegs zu einem endgültigen Abschluß gekommen ist. Wir können jedoch aus den bisherigen Erfahrungen und Versuchsergebnissen den Schluß ziehen, daß der Kältetod des Individuums das Endergebnis einer Reihe von Reaktionen ist, die je nach den im Protoplasten schlummernden Potenzen und Eigenschaften und nach dem Zustand, in dem er sich befindet, von größter Mannigfaltigkeit sein können. So nimmt z. B. Lidforss an, daß die große Permeabilität des Laubmoosprotoplasten, die wir auch für Trauben- und Rohrzucker als zutreffend fanden, eine

Eigenart der Mooszellen ist, die für die Kälteresistenz sehr vorteilhaft sein muß.

Diese einleitenden Bemerkungen stelle ich voran, weil sich gerade bei Laubmosen die Gelegenheit bietet, zu sehen, wie sich Objekte, bei denen alle Grade von Austrocknungsfähigkeit vorhanden sind, gegenüber Temperaturen unter dem Nullpunkt verhalten und ob Beziehungen zwischen Austrocknungsfähigkeit und Kälteresistenz bei dieser Pflanzengruppe nachzuweisen sind. Wie jetzt schon angedeutet werden soll, hat sich auch bei unseren Objekten keine durchgehende Parallele zwischen Kälte- und Trockenresistenz feststellen lassen.

Da noch keine zusammenhängenden Untersuchungen über die Kälteresistenz der Laubmoose vorlagen, war es meine erste Aufgabe, die Temperaturminima für die einzelnen Teile der Moospflanze, wie Sporen, Protonema, Laub und Seten durch Grenzwerte annähernd festzustellen. In Verbindung damit kamen verschiedene biologische Fragen zur Behandlung. So wurde zwecks Feststellung eines Zusammenhanges zwischen Austrocknungsfähigkeit und Kälteresistenz des Laubmoosstämmchens versucht, ob durch vorherige Austrocknung der Erfrierpunkt tiefer gelegt, mit anderen Worten die Kälteresistenz erhöht werden kann. Ferner wurde bei Feststellung der Temperaturminima die Frage nach dem Einfluß der Standortstemperaturen während des Wachstums des Objektes auf den Erfrierpunkt erörtert. Getrennt davon wurde untersucht, ob bei Temperaturwechsel, dem die Moose in der Natur oft in extremer Weise ausgesetzt sind, der Erfrierpunkt schon völlig ausgebildeter Stämmchen durch Akkommodation der Protoplasten an die veränderte Temperatur verschoben werden kann. Außer diesen Versuchen, bei denen durch einmalige Abkühlung das spezifische Minimum unterschritten und so der Tod erzielt wurde, stellte ich noch solche an, bei denen die Resistenz gegen wiederholtes Gefrieren und Auftauen bei Temperaturen über dem Todespunkt untersucht wurde. Endlich wurde noch die Frage nach dem Verhalten des Turgors bei Temperaturwechsel diskutiert. Auf analoge Versuche mit anderen pflanzlichen Objekten wird an den betreffenden Stellen Bezug genommen werden.

Da wir die Wechselwirkung zwischen Moos und Temperaturen unter dem Nullpunkt unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse studieren wollen, wie sie in der Natur gegeben sind, war ich auch bestrebt, das Experiment durch Beobachtungen in der

Natur zu unterstützen. Diese Angaben sind an den betreffenden Stellen beigegeben. Von vornherein ist darauf verzichtet worden, auf die Mechanik des Gefriervorganges und die inneren Ursachen, die den endlichen Kältetod der Protoplasten bedingen, einzugehen.

b) Methodik.

Zur Methodik der Versuche sei folgendes bemerkt. Zur Verwendung kam durchgehend frisch gesammeltes, also völlig lebendes und intaktes Material. Zur Erzielung der nötigen Kältegrade wurde eine Mischung von Schnee oder zerkleinertem Eis und Chlornatrium oder Chlorcalcium benützt. Die Objekte kamen in Reagenzröhrchen von 1,5 cm Durchmesser, welche in die Kältemischung versenkt wurden. Bei jedem Versuch befanden sich die Objekte sowohl in mit Wasser gefüllten Röhrchen als auch im Parallelversuch in turgeszentem Zustande in leeren Röhrchen, also von Luft umgeben. Auch in der Natur werden Moose auf diese beiden Arten oft gefrieren. Lufttrockenes Material wurde auf Kälteresistenz nicht geprüft. Eine möglichst große Konstanz der Temperatur wurde auf folgende Weise erzielt. In einer zwecks Isolation mit trockenem Heu gefüllten großen Holzkiste befand sich ein Kupferkessel von ca. 50 cm Durchmesser, in den ein emaillierter Topf von ca. 35 cm Durchmesser gestellt wurde. Der Zwischenraum zwischen beiden wurde ebenso wie der innere Topf mit der betreffenden Kältemischung angefüllt. Der Kupferkessel wurde mit einem Holzdeckel verschlossen, auf den zwecks Isolation noch 4 Bastmatten gelegt wurden. Die Kiste stand in einem nach Norden gelegenen ungeschützten Gewächshäuschen. Die Versuchsdauer betrug bei den Erfrierpunktsbestimmungen durchgängig 18 Stunden. Da die Gewächshaustemperatur sich der Außentemperatur anpaßte, war es ein leichtes, bei Frost die Temperatur der Kältemischung relativ konstant zu halten. Bei Außentemperaturen über + 5° C war ein Steigen der Kältemischungstemperatur um 3 bis 6 Grad die Regel, was jedoch, wie ich kontrolliert, erst nach mehreren Stunden eintrat. Gefrierversuche mit mehreren Arten, bei denen diese einmal bei einer Temperatur von + 30° C, die Parallelserie bei + 5° C aufgetaut wurde, zeigten keine Beeinflussung des Versuchsergebnisses durch die Schnelligkeit des Auftauens, was auch andere Forscher an ihren Objekten konstatiert haben. Das Auftauen sämtlicher Objekte geschah in meinen Versuchen bei Zimmertemperatur.

c) Bestimmung der Temperaturminima.

1. Versuche mit Laubmoosstämmchen.

Wie schon angedeutet, war es meine erste Aufgabe, die Temperaturminima für die einzelnen Teile der Moospflanze festzustellen, von denen zuvörderst die Laubmoosblätter und -stämmchen einer Untersuchung unterzogen wurden. Wie eingangs erwähnt, stand mir aus der Literatur eine Angabe von Rein (1908, S. 11) zur Verfügung, welcher bei Untersuchung des Zusammenhanges zwischen Turgor und Gefrierpunkt den Eintritt des Kältetodes für *Ceratodon purpureus* bei — 16,2° C ermittelte. Bei Feststellung dieses Wertes mit Hilfe von Galvanometer und Thermonadel wurde das Objekt an letztere gespießt und befand sich, wie Rein angibt, in Luft. Um möglichst schnell Grenzwerte für die Kälteresistenz zu erlangen, kamen die Stämmchen auf oben geschilderte Weise zuerst in eine Temperatur von — 20° C, wurden nach 18 Stunden aufgetaut, worauf die Blattzellen plasmolytisch auf ihre Lebensfähigkeit untersucht wurden. Bei den meisten Arten war eine mehr oder minder bedeutende Schädigung vorhanden, die sich in abgestorbenen Zellen zeigte. Abgesehen von einigen Fällen, wo die noch lebenden Zellen auf die Blattbasis lokalisiert waren, fand ich immer lebende und tote Zellen in den verschiedensten Verhältnissen mosaikartig durch das ganze Blatt verteilt. Waren bei — 20° C alle Zellen tot oder nur noch einzelne Gruppen lebend, so wurde frisches Material desselben Rasens einer Temperatur von — 15° C ausgesetzt. Zeigte sich auch dabei kein lebender Protoplast, kam neues Material in eine höhere Temperatur usw. Diese Art der Charakterisierung der Resistenz ist für unsere Zwecke völlig ausreichend, zumal die einzelnen Rasen derselben Art betreffs ihrer Resistenz nicht unbedeutend schwankten, was in folgender Tabelle, die die Temperaturminima für Stämmchen enthält, durch mehrere Angaben bei einer Art seinen Ausdruck findet. Die Arten sind in folgender Tabelle nach den Standorten, an denen ich die untersuchten Proben entnommen habe, angeordnet, um die biologische Beurteilung zu erleichtern. Die nach dem Versuch lebenden Zellen sind durch Brüche angegeben, so daß z. B. — 20° C $^1/_2$—$^3/_4$ lbd. heißt: nach Gefrieren bei 20° C lebten in den einzelnen Blättern die Hälfte bis $^3/_4$ der Blattzellen; — 20° C tot—$^1/_2$ lebd. heißt: es waren alle Abstufungen von toten Blättern bis zu solchen mit der Hälfte lebender Zellen vorhanden. Bas. = Basalzellen, d. h. die Zellen des Blattgrundes; Gr. = Gruppen; a. Z. = alle Zellen.

Tabelle 13.

	Submers gefroren	Turgeszent in Luft gefroren
1. Sümpfe, Teiche, Bäche:		
Philonotis fontana	—10° 1/2 bis alles lbd. —20° tot	—10° lbd. —20° tot
anderer Rasen	—20° 1/2 bis alles lbd.	—20° Gr. bis 1/3 lbd.
Fontinalis antipyretica . . .	—20° alles lbd. —30° tot	—20° Gr. bis 1/3 lbd.
— *squamosa*	—20° alles lbd.	—20° Gr. lbd.
andere Probe	—20° 1/2 lbd.	—20° tot
Isothecium Vallis Ilsae . . .	—20° 1/2—3/4 lbd.	—20° alles lbd.
Hypnum aduncum var. *polycarp.*	—20° alles lbd. —30° tot	—20° 1/3 bis 1/2 lbd.
— — var. *simplicissimum* .	—20° 2/3 lbd.	—20° Basalzellen lbd.
— — var. *pseudofluitans* .	—20° tot —15° 1/3 bis 1/2 lbd.	—20° tot —15° Gr. lbd.
2. Laubwald:		
Mnium rostratum	—10° alles lbd. —15° einz. Gr. lbd.	—10° lbd. —15° tot
— *undulatum*	—10° lbd. —15° Gr. bis 1/2 lbd.	—10° Gr. bis 3/4 lbd. —15° tot
Catharinea undulata	—20° Gr. bis 1/3 lbd.	—20° Gr. bis 1/2 lbd.
Plagiothecium denticulatum . .	—15° alles lbd. —20° 1/3 bis 3/4 lbd.	—20° lbd.
anderer Rasen	—15° Gr. bis 1/4 lbd. —20° tot	—15° tot
3. Nadelwald:		
Plagiothecium undulatum . . .	—15° alles lbd. —20° 1/2 lbd.	—15° 1/2 lbd. —20° Gr. lbd.
Mnium punctatum	—15° Gr. bis 1/2 lbd. —20° tot	—15° Gr. lbd. —20° tot
Dicranum scoparium	—20° lbd. —30° tot	—20° lbd. —30° tot
— *fuscescens*	desgl.	desgl.
Webera nutans	—15° 1/2 bis alles lbd. —20° tot	—15° 1/2 bis alles lbd. —20° tot
Bryum capillare	—20° 1/3 bis 1/2 lbd.	—20° 1/3 bis 1/2 lbd.
anderer Rasen	—10° 1/2 bis 1/3 lbd. —20° tot	—10° 1/2 bis 1/3 lbd. —20° tot
Hypnum purum	—20° alles bis 3/4 lbd.	—20° 3/4 lbd.
4. Erdboden:		
Phascum cuspidatum	—10° lbd. —15° tot	—10° 1/2 lbd. —15° tot
Pottia truncatula	—15° ältere Bl. lbd.	—15° tot
Tortula ruralis	—15° lbd. —20° tot	—15° lbd. —20° tot

Fortsetzung der Tabelle.

	Submers gefroren	Turgeszent in Luft gefroren
Funaria hygrometrica	—15° Rasen 1/4 lbd.	—15° Rasen 1/4 lbd.
anderer Rasen	—15° ganz tot —10° Gr. bis 1/3 lbd.	—15° ganz tot —10° Gr. lbd.
Ceratodon purpureus	—20° 1/2 lbd.	—20° alles lbd.
anderer Rasen	—20° 2/3 lbd.	—20° 1/3 lbd.
Bryum argenteum	—20° 1/3 bis 3/4 lbd.	—20° 1/3 ganz lbd.
anderer Rasen	—20° lbd.	—20° lbd.
— *bimum*	—15° einz. Zellen lbd.	—15° Gr. lbd.
Thuidium Philiberti	—20° alles lbd. —30° tot	—20° alles lbd. —30° tot
Hypnum cuspidatum	—20° Gr. bis 1/3 lbd.	—20° Gr. 3/4 lbd.
5. Felsen, Mauern, Dächer:		
Grimmia pulvinata	—20° alles lbd. —30° tot	—20° alles lbd. —30° tot
Racomitrium heterostichum . .	—20° lbd. —30° tot	—20° lbd. —30° tot
Barbula muralis	—20° alles lbd. —30° tot	—20° lbd. —30° tot
anderer Rasen	—20° Gr. bis 1/2 lbd.	—20° Gr. lbd.
6. Baumstämme:		
Amblystegium serpens	—20° lbd. —30° tot	—20° 1/2 lbd.
Brachythecium velutinum . . .	—20° alles lbd. —30° tot	—20° 1/3 bis 1/2 lbd.
— *rutabulum*	—20° 2/3 bis alles lbd.	—10° 1/3 lbd.
anderer Rasen	—20° Gr. lbd.	—10° tot
Hypnum cupressiforme . . .	—20° alles lbd.	—20° 1/3 bis 1/2 lbd.
anderer Rasen	—20° Basalzellen lbd.	—20° tot

Aus den mitgeteilten Daten läßt sich erkennen, daß Temperaturen bis — 10° C keine wesentliche Schädigung der Laubmoosgametophyten nach sich ziehen, daß bei weiterer Temperaturerniedrigung die Arten sich verschieden verhalten, während der Tod aller Blattzellen der meisten Arten unter — 20° C erzielt wird. Bei — 30° C sind auch die resistentesten Arten völlig abgestorben. Wir sehen also, daß die Kälteresistenz weit gleichmäßiger allen Laubmoosspezies zukommt als die Austrocknungsfähigkeit. Ist aber doch auch die Temperatur der einzelnen Standorte in der Natur ein weit gleichmäßiger verteilter Faktor als die Feuchtigkeit der Standorte!

Daß die Untersuchung der Blattzellen kein genügendes Kriterium für Leben oder Tod einer Moospflanze abgibt, wissen wir schon aus den Untersuchungen über die Trockenresistenz. Wir sahen, wie in vielen Fällen Stengelzellen, sei es als schlafende Augen oder blattwinkelständige Zellen, in dem ersteren Falle Zweige, im zweiten Protonema hervorbrachten, nachdem die Blattzellen längst durch Trockenheit getötet waren, wodurch eine bedeutendere Resistenz dieser regenerativen Elemente erwiesen war. Um eventuell ähnliche Regenerationserscheinungen nach Schädigung der Stämmchen durch Erfrieren der Blattzellen festzustellen, wurden Rasenteile, deren Blätter durch einmaliges Gefrieren abgetötet waren, in feuchte Luft und submers gesetzt. In der Tat zeigten die bei vielen Arten nach kürzerer oder längerer Zeit gebildeten Sprosse und Protonema, daß noch lebende Elemente an dem Stämmchen vorhanden waren, die sich ebenfalls als terminale Scheitelpunkte, schlafende Augen, sowie als blattwinkelständige Stengelzellen repräsentierten. Dies erinnert an Befunde bei Phanerogamen, wo jüngere und embryonale Gewebe sich gegen Kälte resistenter erwiesen haben als ältere. So fand Apelt, (1909, S. 247), daß die Spitzen von Kartoffeltrieben resistenter waren als die Basen. Derselbe teilt auch Versuche von Dähne mit, wonach die jugendlichen, eben erst gebildeten Zellen von *Enteromorpha* einen tiefer liegenden Todespunkt haben als ältere Zellen. Mit diesen Angaben kann sicher die größere Resistenz der terminalen Scheitelzelle unserer Objekte in Parallele gebracht werden. Für die regenerierten Stengelzellen dagegen müssen wir in Verbindung mit den im ersten Abschnitt festgestellten Regenerationserscheinungen annehmen, daß das Moos Zellkomplexe ausbildet, die mit der Potenz ausgestattet sind, Austrocknung und Kälte, die die übrigen Zellen tödlich schädigen, ertragen und unter geeigneten Bedingungen regenerativ sich betätigen zu können. Es seien nur noch einige Fälle, wo ich die erwähnten Regenerationserscheinungen nach Abtötung der Blätter durch einmaliges Erfrieren konstatieren konnte, angeführt. So bildeten sich zahlreiche neue Sprosse bei *Ceratodon purpureus*, *Tortula ruralis*, *Mnium rostratum*, *Philonotis fontana*, *Catharinea undulata*, *Plagiothecium denticulatum*, *Hypnum cupressiforme*, *H. aduncum* var. *polycarpum* und *H. cuspidatum*, Protonema bei *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica* und *Webera nutans*.

Vergleichen wir nun einmal die Ergebnisse dieser Gefrierversuche mit den in Tabelle 1 mitgeteilten Resultaten der Austrocknungsversuche, so ergibt sich, daß tatsächlich bei vielen Arten eine große Austrocknungsfähigkeit einer großen Kälteresistenz parallel geht. Beispiele dafür sind die *Dicranum*-Spezies, *Racomitrium heterostichum* und *Grimmia*, doch zeigen auch Arten von geringerer Trockenresistenz bei — 20° C noch zahlreiche lebende Elemente. Am auffallendsten ist die Tatsache, daß *Fontinalis antipyretica* und *squamosa*, die Laubmoose mit der geringsten Trockenresistenz repräsentieren, in bezug auf Resistenz gegen Kälte zu den widerstandsfähigsten Arten gehören, indem bei — 20° C noch sämtliche Blattelemente lebend waren. In vielen Fällen mag also der Kältetod ein Austrocknungstod sein, aber bei anderen Objekten, wie bei *Fontinalis* ist durch die eigentümliche Beschaffenheit des Plasmas ein Zusammenhang zwischen Kälte- und Trockenresistenz entbehrlich gemacht worden.

Daraus geht hervor, daß bei den systematischen Einheiten der Moose keine Parallele zwischen Trockenresistenz und Erfrierpunkt vorhanden ist. Eine andere Frage ist, ob innerhalb der systematischen Einheit durch vorhergehende Austrocknung der Protoplasten eine Beeinflussung des Erfrierpunktes zu verzeichnen ist, die sich durch Erhöhung der Kälteresistenz bemerkbar macht. Zur Lösung dieser Frage, die, wie wir später sehen werden, bei Beurteilung der physiologischen Standortsformen in der Natur von Wichtigkeit ist, wurde von Material mehrerer Arten, welches teils im Zimmer bei + 18° C, teils bei einer Durchschnittstemperatur von + 3° C submers kultiviert worden war, der Erfrierpunkt festgestellt und gefunden, daß bei — 15° C alle Arten sowohl submers als auch turgeszent gefroren, getötet worden waren. Um nun den Einfluß von Austrocknung auf den Erfrierpunkt festzustellen, wurden Proben dieses Materials drei Tage der Lufttrockenheit im Zimmer bei + 20° C ausgesetzt, dann durch Aufenthalt im Leitungswasser wieder zur vollen Turgeszenz gebracht und nun ebenfalls bei — 15° C submers und turgeszent gefroren.

Wie aus der umstehenden Tabelle zu ersehen ist, zeigte sich die überraschende Tatsache, daß nur *Ceratodon purpureus* völlig tot war, während die übrigen Arten mehr oder weniger zahlreiche lebende Blattzellen aufwiesen, was ohne vorherige Austrocknung bei gleicher Gefriertemperatur nicht der Fall gewesen war. Daraus scheint mir für manche Arten deutlich hervorzugehen, daß durch

einen trockenen Standort, wo das Moos also öfters einer Austrocknung unterworfen ist, die Kälteresistenz der Moosprotoplasten erhöht wird.

Tabelle 14.

	Submers u. turgeszent in Luft bei —15° C gefror.	Nach 3 Tagen Lufttrockenheit bei + 20° C	
		Bei —15° submers gefroren	Bei —15° turgesz. in Luft gefroren
Grimmia pulvinata (bei + 3° C submers kultiv.) .		½ bis alles lbd.	¼ bis ½ lbd.
Barbula muralis (subm. bei ca. + 18° C kult.) .		Gr. ¼ lbd.	½ bis alles lbd.
Ceratodon purpureus (bei + 5° C. kultiviert) . . .	sämtlich tot	tot	tot
Isothecium Vallis Ilsae (submers bei + 18° C kultiv.) .		Blattgrund lbd.	Blattgrund lbd.
Amblystegium serpens (submers bei + 18° C kultiv.) .		Gr. lbd.	einzelne Gr. lbd.

Da man bei anderen Objekten die Erfahrung gemacht hat, daß der Erfrierpunkt keinen feststehenden Wert für eine Pflanzenspezies repräsentiert, sondern je nach der bei der Kultur herrschenden Temperatur veränderungsfähig ist, lag es nahe, auch unsere Objekte auf eine etwaige Reaktionsfähigkeit auf die Außentemperatur zu prüfen. Diese Reaktionsfähigkeit kann sich auf zweierlei Weise äußern. Einmal kann das Individuum bei einem Temperaturwechsel durch Akkommodation seiner ausgewachsenen Teile an die veränderte Außentemperatur reagieren, und zweitens können die Vegetationspunkte den neuen Temperaturverhältnissen angepaßte Sprosse produzieren. In beiden Fällen wird sich der Einfluß des Temperaturwechsels durch eine entsprechende Variation des Erfrierpunktes äußern. Für die zuerst zu besprechenden Versuche, wo nur der Einfluß der beim Wachstum herrschenden Temperatur untersucht wird, ist z. B. ein analoger Fall von Pfeffer (1904, S. 302) angeführt, wonach Haberlandt fand, daß bei + 18—20° C erwachsene Keimpflanzen leichter erfroren als die bei + 8° C kultivierten. Der Fall, wo erwachsene Sprosse der Einwirkung einer Temperaturänderung ausgesetzt sind, wozu auch die von Goeppert, Müller-Thurgau und Apelt erwähnten Fälle von Gewöhnung gehören, wird im Abschnitt über die Akkommodationsfähigkeit der Laubmoose behandelt werden.

Da Tabelle 13 die Erfrierpunkte von Sprossen enthält, die im Winter gesammelt, bei relativ niederer Temperatur gewachsen sind, wurde von diesem Material zwecks Erzielung von Kulturen bei höherer Temperatur Rasen mehrerer Arten bei + 20° C in feuchter Luft oder submers gezogen, deren Erfrierpunkte mit denen des Naturmaterials verglichen werden sollten. Da diese im Zimmer gezogenen Sprosse der Landmoose unter anderen Feuchtigkeitsverhältnissen aufgewachsen sind als die Naturrasen, kann man diesem Umstande nach unseren obigen Befunden eine Beeinflussung der Versuchsobjekte zuschreiben. Diesen Faktor auszuschalten, bot sich mir günstige Gelegenheit durch Material, das auf Blumentöpfen in einem temperierten Hause des Leipziger Botanischen Gartens sich angesiedelt hatte. Diese Pflanzen waren einerseits nie dem Einfluß von Temperaturen unter Null ausgesetzt, anderenteils befanden sie sich öfters, wie ich beobachtete, in lufttrockenem Zustande. Am einwandfreiesten demonstrieren jedoch den Einfluß der Außentemperatur auf den Erfrierpunkt die submersen Spezies wie *Fontinalis antipyretica* und *squamosa*.

Tabelle 15.

Für B: Alle Arten außer den zwei *Fontinalis* und *Isothecium* in feuchter Luft kultiviert.

	Submers	Turgeszent
A. Pflanzen aus einem temperierten Haus.		
Funaria hygrometrica	— 10° einz. Gr. lbd. — 15° tot	— 10° Gr. lbd. — 15° tot
Webera nutans	— 10° ½ lbd. — 15° tot	— 10° Basalzellen lbd. — 15° tot
Bryum argenteum	— 15° einz. Zellen lbd. — 20° tot	— 15° tot
— *capillare*	— 10° Gr. lbd.	— 10° ½ lbd.
Catharinea undulata	— 15° einz. Zellen lbd. — 20° tot	— 15° tot
Hypnum cuspidatum	— 15° Gr. bis ¼ lbd. — 20° tot	— 15° Gr. lbd. — 20° tot
B. Bei + 20° C kultivierte Pflanzen:		
Barbula muralis	— 10° lbd. — 15° tot	— 10° ½ lbd. — 15° tot
Funaria hygrometrica	— 5° ½ lbd. — 10° tot	— 5° ½ lbd. — 10° tot

	Submers	Turgeszent
Ceratodon purpureus	— 5° lbd. —10° tot	— 5° lbd. —10° tot
Webera nutans	—10° tot	—10° tot
Bryum argenteum	—10° ½ lbd. —15° tot	—10° Gr. lbd. —15° tot
— *capillare*	—10° einz. Zellen lbd.	—10° einz. Zellen lbd.
Mnium rostratum	—10° einz. Zellen lbd.	—10° tot
Catharinea undulata	— 5° lbd. —10° einz. Zellen lbd. —15° tot	— 5° lbd. —10° tot
Fontinalis antipyretica	—10° lbd. —15° tot	—10° tot
— *squamosa*	—15° tot	—15° tot
Isothecium Vallis Ilsae	—15° tot	—15° tot
Plagiothecium denticulatum	—10° lbd. —15° tot	—10° lbd. —15° einz. Zellen lbd.
Amblystegium serpens	—10° lbd. —15° tot	—10° lbd. —15° tot
Brachythecium rutabulum	—10° lbd. —15° Gr. lbd. —20° tot	—15° einz. Zellen lbd. —20° tot
Hypnum aduncum var. *polycarp.*	—15° ¼ bis ½ lbd. —20° tot	—15° Gr. bis ¼ lbd. —20° tot

Die mitgeteilten Erfrierpunkte dieser in höherer Temperatur kultivierten Sprosse zeigen deutlich eine Abnahme der Kälteresistenz gegenüber den an kälterem Standort gewachsenen Objekten, woraus eine deutliche Anpassungsfähigkeit des Gametophyten an die Außentemperatur hervorgeht. Die durch diese Anpassungsfähigkeit regulierte Kälteresistenz können wir als physiologisches Anpassungsmerkmal bezeichnen.

Es seien nun einige Fälle genannt, wo dieselbe Art an verschiedenen Standorten in der Natur verschiedene Erfrierpunkte zeigte. So wurden einmal auf sonst unbewachsenen Lehmhügeln sterile *Catharinea undulata*-Rasen gesammelt, deren Pflanzen 1,5 cm hoch waren und ein gelbliches Aussehen aufwiesen. Bei einmaligem Frieren bei —20° C zeigte sich ca. die Hälfte aller Blattzellen noch lebend. Da diese Pflanzen von einem ungeschützten, exponierten Standort stammten, wurden zwecks Vergleich zu gleicher Zeit *Catharinea*-Rasen an einem geschützten Standort, in einem Erlenbruch zwischen altem Laub gesammelt. Die Pflanzen waren ca. 5 cm hoch, von dunkelgrüner Farbe und hatten pro Stämmchen die gleiche Anzahl Blätter wie die niedrige Form, was auf ungefähr

gleiches Alter schließen läßt. Wurden diese — 20° C ausgesetzt, waren nur noch ganz vereinzelt einige Basalzellen lebend. Analog war ein *Ceratodon purpureus*-Rasen, auf anstehendem Granit im sächsischen Mittelgebirge im Januar gesammelt, bei — 20° C noch lebend, während üppige Rasen, die zu derselben Zeit in einem Ausstich zwischen Gestrüpp vegetierend aufgenommen wurden, bei — 20° C völlig tot waren. Ein weiteres Beispiel liefert *Hypnum aduncum*, dessen große morphologische Variabilität bekannt ist. Daß dementsprechend auch die physiologischen Eigenschaften bedeutend schwankten, geht aus folgenden Angaben hervor. Wurde die var. *polycarpum*, die kurz gedrungene reich fiederästige Form, die in dem schon oft erwähnten Ausstich zwischen *Carex*-Büscheln nicht submers, sondern in feuchter Atmosphäre wächst, — 20° C ausgesetzt, waren sämtliche Blattzellen lebend, während die var. *pseudofluitans*, die sich an überschwemmten Standorten aus der var. *polycarpum* entwickelt hatte, bei — 20° C völlig tot war und bei — 15° C erst die Hälfte der Blattzellen lebend aufwies. Es muß hervorgehoben werden, was sich auch schon aus meinen Angaben ergibt, daß die genannten Formen mit geringerer Kälteresistenz an einem bedeutend feuchteren Standorte wuchsen, als die resistenteren. Daß dies für die Beurteilung der angeführten Beispiele von großer Wichtigkeit ist, geht aus unseren obigen Ergebnissen hervor, wonach durch Austrocknung die Kälteresistenz erhöht wird. Wir gelangen also zu dem Resultat, daß die Erfrierpunkte der ökologisch-physiologischen Standortsformen, die fast jede Moosart auf Grund ihrer Anpassungsfähigkeit bilden kann, in bezug auf die physikalischen Verhältnisse des Standorts in erster Linie von der Temperatur und der Feuchtigkeit abhängig sind.

2. Versuche mit Protonema.

Damit wollen wir vorläufig die Laubmoosstämmchen verlassen und uns der Resistenz des Protonemas gegen Kälte zuwenden. Auch hierbei wollte ich feststellen, ob die bei der Kultur herrschende Temperatur den Erfrierpunkt der Zellen beeinflußt. Deshalb war es nötig, Protonema von Standorten mit verschiedenen Temperaturverhältnissen zu erlangen. An der Mauer eines leer stehenden Mistbeetes fand ich im Januar 1911 in feuchten Ritzen Protonema von *Catharinea*, *Funaria* und *Bryum argenteum*: an einem wärmeren Standort, nämlich auf Blumentöpfen in einem temperierten Hause, sammelte ich Protonema von *Funaria* und *Bryum argenteum*, und im Zimmer kultivierte ich bei + 20° C Protonema

von *Catharinea, Funaria, Bryum caespiticium* und *Physcomitrium pyriforme*.

Tabelle 16.

	Im Freien gesammelt		Aus einem temperierten Haus		Im Zimmer bei + 20° C kultiviert	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent
Cathar. undulata	— 20° die Hälfte d. Zell. lbd.	— 20° die Hälfte d. Zell. lbd.	—	—	— 15° tot —10° einz. Zell. lbd.	— 15° tot —10° einz. Zell. lbd.
Funaria hygrom.	— 15° ein Drittel d. Zell. lbd.	— 15° ein Drittel d. Zell. lbd.	— 10° tot — 5° lbd.	— 10° tot — 5° lbd.	— 5° einz. Gr. lbd.	— 5° Gr. lbd.
Bryum argenteum	— 15° die Hälfte d. Zell. lbd.	— 15° tot	— 15° tot —10° einz. Zell. lbd.	— 15° tot — 10° tot	—	—
— *caespiticium*	—	—	—	—	—10° einz. Zell. lbd.	—10° einz. Zell. lbd.
Physcomitrium pyriforme	—	—	—	—	— 10° tot	— 10° tot

Die mit den genannten Objekten ausgeführten Gefrierversuche ergaben die in obiger Tabelle zusammengestellten Resultate, aus denen deutlich hervorgeht, wie mit steigender Außentemperatur, in der das Protonema aufgewachsen ist, der Erfrierpunkt sich dem Nullpunkt entsprechend nähert und dadurch seine Abhängigkeit von der Außentemperatur kundgibt. Bemerkenswert ist, daß das an dem kältesten Standort (Mistbeetmauer) gewachsene Protonema einen Erfrierpunkt besitzt, der dem des betreffenden Laubes sehr nahe steht. Diese Tatsache wird für die Existenzfrage mancher Arten eine große Bedeutung besitzen. Denn infolge dieser bedeutenden Resistenz des Protonemas gegen Kälte werden im Winter gekeimte Moossporen bei Eintritt von Frost nicht sofort getötet, so daß bei günstigeren Temperaturverhältnissen die Bildung von Pflänzchen und deren Weiterentwicklung erfolgen kann. Dadurch wird die Tatsache erklärlich, daß mehrere besonders akrokarpe Arten von *Phascum, Pottia, Physcomitrium, Funaria* und *Bryum* gerade im Winter auf Substraten sich üppig entwickeln, die entweder eines anderen Pflanzenwuchses noch völlig entbehren (Ausstiche, Erdhaufen, frische Grabenränder) oder doch durch periodisches Verschwinden der Phanerogamen überhaupt erst für Moose besiedelungsfähig werden, weil nur dann die nötigen Lebensbedingungen den Moosen geboten werden.

3. Versuche mit Sporogonen.

Um den Einfluß der Kälte auf den Sporophyt kennen zu lernen, wurden von Dezember bis Februar in der Natur junge Seten gesammelt, bei denen noch keine Kapseldifferenzierung äußerlich zu bemerken war. Die entsprechenden älteren, aber noch grünen Stadien konnten für einige Arten im März bis April aufgenommen werden. In unseren Versuchen wurden auch die Seten sowohl turgeszent in Luft befindlich als auch unter Wasser der Einwirkung der Kälte ausgesetzt. Dabei zeigte es sich oft, daß nur die Scheitelzelle nebst Nachbarzellen erfroren war, während das darunter befindliche Gewebe, wie plasmolysierte Schnitte zeigten, noch lebend war. Daß die einzelnen Seten eines Rasens, die für jeden Versuch in der Mehrzahl zur Verwendung kamen, auch unter sich in bezug auf ihre Resistenz schwankten, ist selbstverständlich.

Betrachten wir nun die Erfrierpunkte der Seten, wie sie folgende Tabelle enthält, so finden wir wie beim Laub, daß Temperaturen bis —10° C von den meisten Arten überstanden werden können, daß aber andererseits bei —20° C die Grenze der Lebensfähigkeit erreicht ist.

Tabelle 17.

	Junge Seten		Ältere, noch grüne Seten	
	Submers	Turgeszent	Submers	Turgeszent
Ceratodon purpureus	—10° lbd. —15° tot	—10° lbd. —15° tot	—15° lbd. —20° tot	—15° tot —20° tot
Bryum intermedium	—10° lbd. —15° tot	—10° lbd. —15° tot	—15° tot	—15° tot
— *bimum*	—15° tot	—15° tot	—	—
Webera nutans	—20° lbd. Scheitel tot	—20° tot	—	—
Mnium hornum	—10° lbd. —15° tot	—10° lbd. —15° tot	—20° tot —15° lbd.	—20° tot —15° tot
Funaria hygrometrica	— 5° lbd. —10° tot	— 5° tot	—10° lbd. —15° lbd. —20° lbd.	—15° tot —10° lbd.
Barbula muralis	—15° lbd. Scheitel oft tot —20° tot	—10° lbd. —15° tot	—15° lbd. —20° tot	—15° lbd. —20° tot
Amblystegium serpens	—15° einz. Seten noch lbd. —10° alle	—15° tot —10° lbd.	—	—
Brachythecium velutinum	—15° tot —10° lbd.	—10° lbd. —15° tot	—15° lbd. —10° tot	—15° lbd. —20° tot

Daß die jungen Seten eine geringere Resistenz gegen Kälte besitzen, wie die vegetativen Teile, lehren auch Beobachtungen in der Natur. Schon Pfeffer (1868, S. 156) konstatierte, wie besonders junge Seten von *Bryum*-Arten (*Bryum versicolor* und *intermedium*) häufig unter Frost zu leiden haben, so daß manche in einzelnen Jahren hierdurch nur spärliche Früchte tragen. Nach einer zwei Wochen dauernden Frostperiode im Winter 1910/11, wo nachts das Temperaturminimum ca. — 15° C betrug, bot sich auch mir Gelegenheit, erfrorene Seten bei mehreren Arten festzustellen. So fand ich in lehmigen Ausstichen die Seten von *Funaria* völlig erfroren, während bei *Bryum pallens*, *intermedium* und *Leptobryum pyriforme* die jüngeren Stadien getötet worden waren. In einem Erlenbruch waren auch die Seten von *Brachythecium velutinum* und *Amblystegium serpens* durch diesen Frost vernichtet worden.

Um nun zu prüfen, ob bei den Sporogonen sich auch ein Einfluß der Kulturtemperatur auf die Kälteresistenz geltend macht, mußte ich bestrebt sein, von einer Art, die mir im Winter mit jungen Seten in der Natur zur Verfügung stand, durch die Kultur bei wärmerer Temperatur junge Sporogone zu erhalten. Auch hierbei benutzte ich *Funaria* als Versuchsobjekt, von der im November 1910 eine Sporenaussaat auf Erde in Blumentöpfen erfolgte, die in einem Warmhaus Aufstellung fanden. Auf mehreren Töpfen zeigten sich bald junge Pflanzen, die sich rüstig weiterentwickelten, und im Februar 1911 kamen auch nach Bildung von Blüten junge Sporogone zum Vorschein. Diese wurden nach Erlangung einer Höhe von ca. 1—1,5 cm auf ihre Kälteresistenz geprüft. In der Natur fanden sich von *Funaria* auf Erdhaufen in einem Ausstich den ganzen Winter hindurch junge Entwicklungsstadien von Seten, von denen ebenfalls 1—1,5 cm hohe Exemplare zwecks Vergleich mit den kultivierten auf ihren Erfrierpunkt geprüft wurden.

Tabelle 18.

	Naturpflanzen		Kultivierte Pflanzen	
	Submers	Turgeszent	Submers	Turgeszent
Funaria hygrometrica .	— 10° tot — 5° lbd.	— 10° tot — 5° die meist. Seten lbd.	— 5° tot — 2° die meist. Seten lbd.	— 5° tot — 2° mehrere Seten noch lbd.

Die mitgeteilten Daten erlauben den Schluß, daß auch die Seten in bezug auf ihren Erfrierpunkt von der bei der Kultur herrschenden Außentemperatur insofern abhängig sind, als durch höhere Temperatur der Erfrierpunkt ganz deutlich dem Nullpunkt genähert wird.

4. Versuche mit Sporen.

Während die Resistenz lufttrockener Sporen gegen tiefe Kältegrade schon längst eine bewiesene Tatsache ist, sollen hier einige Erfahrungen über den Einfluß von Kälte auf turgeszente Sporen mitgeteilt werden. Von den mir zur Verfügung stehenden Arten mit reifen Kapseln wurden die Sporen durch Aussaat auf feuchtes Fließpapier auf ihre Keimfähigkeit geprüft und die Arten mit den besten Resultaten zu Gefrierversuchen verwandt, bei denen die Sporen im Reagenzröhrchen in Wasser suspendiert 16 Stunden lang einer Temperatur von — 21 bis — 20 °C ausgesetzt wurden. Es zeigte sich hierbei, daß die Sporen aller verwandten Arten, nämlich von *Bryum capillare*, *Bryum inclinatum*, *Funaria hygrometrica*, *Physcomitrium pyriforme* und *Pottia truncatula*, wenn auch nach verschieden langer Zeit, so doch sämtlich keimten. Die Sporen von *Funaria* keimten z. B. erst nach vier Wochen. Bei einem zweiten Versuch, in dem Sporen derselben Arten 18 Stunden lang bei — 40 bis — 32 °C gehalten wurden, konnte auch nach längerer Zeit keine Keimung mehr festgestellt werden. Daß die große Resistenz der Moossporen gegen Kälte für die Besiedelung von exponierten Substraten von größter Wichtigkeit ist, braucht nur angedeutet werden.

d) Die Einwirkung von wiederholtem Frieren und Auftauen.

Die geschilderten Versuche, bei denen also durch einmalige Abkühlung das Temperaturminimum für die Protoplasten der einzelnen Teile der Laubmoospflanze gefunden wurde, haben erstens das Resultat geliefert, daß sich die Laubmoose durch die relativ gleichmäßig tiefen Erfrierpunkte auch physiologisch als eine verwandtschaftlich geschlossene Gruppe darstellen, und daß die einzelnen mit den verschiedensten Funktionen betrauten Teile eines Moosindividuums einen ziemlich gleichmäßigen Erfrierpunkt gemeinsam haben. Ferner haben wir die Beeinflussung der Erfrierpunkte durch die bei der Entstehung des einzelnen Moosteils herrschenden

Temperaturverhältnisse festgestellt und dadurch Aufschluß über die Anpassungsfähigkeit des Protoplasten erhalten. Um jedoch den in der Natur herrschenden Verhältnissen gerecht zu werden, mußten obige Versuche durch solche ergänzt werden, in denen die Wirkung des schroffen Temperaturwechsels, wie ihm die Laubmoose besonders an exponierten Standorten häufig in extremer Weise im täglichen Rhythmus der Witterung ausgesetzt sind, durch wiederholtes Gefrieren bei Temperaturen über dem Erfrierpunkt und Auftauen festgestellt werden sollte. Analoge Versuche hat schon Goeppert (1830, S. 62; 1883, S. 49) mit Blütenpflanzen gemacht und dabei gefunden, daß *Lamium purpureum*, *Stellaria media*, *Helleborus niger* usw., die im Freien ohne Wechsel —11 bis —12° C aushielten, nach mehr als sechsmaligem Frieren bei —4 bis —5° C und Auftauen im Zimmer getötet waren. Diese Angaben Goepperts, daß also bei Wiederholung der Abkühlung die Pflanzen bei höherer Temperatur erfrieren als nicht vorher abgekühlte, hat Apelt (1909, S. 225 ff.) an Kartoffelknollen bestätigt.

Tabelle 19.

	Einmaliges Gefrieren. Submers	Wiederholtes Gefrieren. Submers
Hypnum aduncum var. *pseudofluitans* (submerse Form)	— 15° ½ lbd. — 20° tot	nach 3 maligem Gefrieren bei — 10° tot
— *polycarpum* (Landform)	— 20° lbd.	„ 4 „ „ „ — 15° „
Ceratodon purpureus a)	— 20° tot — 15° lbd.	„ 2 „ „ „ — 15° „
b)	— 20° lbd.	„ 4 „ „ „ — 15° „
Brachythecium rutabulum	— 20° lbd.	„ 5 „ „ „ — 15° „
Barbula muralis	— 20° lbd.	„ 4 „ „ „ — 15° „

Auch an meinen Objekten konnte ich, wie obige Tabelle zeigt, feststellen, daß bei wiederholtem Gefrieren bei Temperaturen, die über dem Erfrierpunkt lagen und bei denen bei einmaliger Abkühlung keine Schädigung zu erkennen war, eine allmähliche Abtötung der Blattzellen eintrat. Wie auch Apelt betont, erklärt sich dies aus dem Pfefferschen Satz (1904, S. 301), daß keine Inanspruchnahme ganz spurlos an der Pflanze vorübergeht. Ein weiteres Beispiel dafür ist die Tatsache, daß z. B. *Hypnum aduncum* var. *pseudofluitans*, welches bei einmaliger Abkühlung auf —15° C in Wasser völlig, in Luft turgeszent ½ lebte, nach ununter-

brochener viertägiger Einwirkung von – 10° C im ersteren Falle einzelne lebende Zellen aufwies, in letzterem völlig tot war. Wir sehen daraus, wie auch längere Einwirkung einer konstanten Temperatur über der minimalen auf Laubmoosstämmchen schädigend wirken kann. Die gleiche Tatsache konstatierten Goeppert (1830, S. 63; 1883, S. 50) und Molisch (1897, S. 61) bei Versuchen mit Phanerogamen. Man kann daraus den Schluß ziehen, daß während der Kältestarre im Plasma Veränderungen vor sich gehen müssen, die eine allmähliche Schwächung zur Folge haben und sich in einer Verringerung der Kälteresistenz äußern.

e) Schädigungen von Moosstämmchen durch Frost in der Natur.

Daß auch in der Natur die Laubmoosgametophyten durch Kälte oft geschädigt werden, kann man öfters beobachten, was auch von Pfeffer (1904, S. 299) erwähnt wird. Doch ist es meistens schwer, festzustellen, ob einmaliges Erfrieren oder abwechselndes Gefrieren und Auftauen den Endeffekt hervorgerufen haben. Außerdem ist es, wie unsere Versuche zeigen, nicht unwesentlich, ob das Moos in turgeszentem Zustande von Luft umgeben oder von Wasser umgeben gefriert. Ein schönes Beispiel dafür bot *Hypnum aduncum*, dessen Astspitzen bei Eintritt von Frost 1—1,5 cm über dem Wasserspiegel eines Teiches hervorragten. Nach Eintritt von Tauwetter war schon äußerlich zu sehen, daß die hervorragenden Astspitzen völlig abgestorben waren, während der im Eis und im Wasser befindliche Stengelteil noch völlig lebte, was eine plasmolytische Untersuchung bestätigte. Ich entnahm nun diesem Standort submerses Material und stellte dies im Botanischen Garten so auf, daß in dem Gefäß ebenfalls 1 cm der Äste aus dem Wasser herausragte. Nach drei Tagen, in denen bei mäßigem Frost (—5 bis —6° C) Schnee gefallen war, brachte ich das Versuchsgefäß ins Zimmer, wo sich nach dem Auftauen zeigte, daß genau wie in der Natur die Astspitzen, soweit sie sich in Luft befanden, abgestorben waren, während der übrige Sproßteil lebte. Einen ganz ähnlichen Versuch machte Molisch (1897, S. 43), indem er einen Sproß von *Tradescantia zebrina* halb in Wasser stellte, die obere Hälfte in die Luft ragen ließ und nun das ganze über Nacht der Temperatur von —5° C aussetzte. Bei langsamem Auftauen beobachtete er, daß die obere in Luft befindliche Sproßhälfte völlig erfroren war, während die untere, die sich in Eis be-

funden hatte, unbeschädigt geblieben war. Mit scheint nun bei diesem Versuch der in Luft befindliche Teil durch Austrocknung zugrunde gegangen zu sein, indem dieser nach dem Auftauen nicht die Gelegenheit hatte, das ausgefrorene Zellwasser zu ersetzen. Ähnliche Verhältnisse können auch für Moose in Frage kommen. Hat sich doch bei meinen Versuchen gezeigt, daß die in turgeszentem Zustande in Luft gefrorenen Sprosse meist weit mehr geschädigt wurden als die im Wasser befindlichen.

Nach einer großen Frostperiode Anfang Februar 1911 richtete ich mein Augenmerk darauf, noch mehr Frostschäden in der Natur festzustellen. Hierbei fiel es auf, daß an den an Bäumen vegetierenden Arten, die also starker Austrocknung ausgesetzt sind und nur durch Niederschläge befeuchtet werden können, fast gar keine Schädigung stattgefunden hatte. So waren z. B. die *Plagiothecium*-Rasen an Buchen noch völlig lebend, dagegen zeigten die auf Nadelwaldboden wachsenden *Plagiothecium*-Rasen, die der Bodenfeuchtigkeit dauernd ausgesetzt waren, weithin tote, gebleichte Äste. Das gleiche Verhältnis war bei *Hypnum cupressiforme* und verschiedenen *Brachythecium*-Arten zu konstatieren. Während nämlich die an Baumstämmen wachsenden Rasen keine merkliche Schädigung aufwiesen, waren bei den auf der Erde wachsenden Formen die aus dem Rasenverband herauswachsenden Äste oder Astteile schon äußerlich an der veränderten Farbe als tot zu erkennen. *Eurhynchium striatum* und *Brachythecium rutabulum* von einer Waldwiese zeigten unter dem Mikroskop einzelne im Blatt verteilte, lebende Zellen, also genau dasselbe Bild, wie wir es im Experiment erhalten hatten. Bei *Bryum argenteum* von einer Mauer war der obere Teil der Äste abgestorben, während eine daneben wachsende *Barbula muralis* zahlreiche tote Blätter, jedoch auch viele neue Sprosse aufwies. Die neue Sproßbildung trat übrigens auch bei den genannten Pleurocarpen mehr oder minder üppig auf. An *Catharinea undulata* aus einem Laubwald zeigte sich bei näherer Untersuchung, daß die obere Blatthälfte im oberen Stammteil abgestorben war und sich dadurch scharf von dem lebenden Basalteil abhob. Wie oben hervorgehoben, ist es schwer, für jeden einzelnen Fall den Grund der Schädigung anzugeben. Wir begnügen uns daher mit dem allgemeinen Resultat, daß der Temperaturwechsel, der öfteres Frieren und Auftauen zur Folge haben kann, und das damit verbundene Schwanken der Feuchtigkeitsverhältnisse gemeinsam einen dezimierenden Einfluß auf den Moosgametophyten ausüben.

f) Die Akkommodationsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten an wechselnde Temperaturen.

Waren schon unsere letzten Versuche für Beurteilung biologischer Verhältnisse von großer Wichtigkeit, so treten wir jetzt mit der Untersuchung der Akkommodationsfähigkeit des Laubmoosprotoplasten, worunter wir die Einstellungsfähigkeit des ausgebildeten Sprosses auf die herrschende Außentemperatur verstehen, an eine Frage heran, die für die Existenz unserer Objekte in der Natur oft von entscheidendem Einfluß sein wird.

Die ersten systematischen Versuche in dieser Richtung wurden von Goeppert (1830, S. 63) gemacht. Er setzte *Senecio vulgaris*, *Fumaria officinalis* und *Poa annua*, die in der Natur — 11° C ohne Schädigung ertragen hatten, 15 Tage in ein Warmhaus und fand, daß sie dann schon bei — 9° C zugrunde gingen. Müller-Thurgau (1886, S. 493) konstatierte, daß kaltgelagerte Kartoffeln einen niedrigeren Erfrierpunkt haben, wie solche bei höherer Temperatur aufbewahrte. Apelt (1909, S. 226 ff.) hat diese Beobachtung Müller-Thurgaus in vollstem Maße bestätigt und auch für die Kartoffeltriebe gültig gefunden. Besonders eingehend hat die Abhängigkeit des Todespunktes von ausgebildeten Pflanzenteilen von der Außentemperatur Rein (1908, S. 11 ff.) behandelt, dem wir auch die einzige Angabe für ein Laubmoos verdanken. Er stellte nämlich fest, daß *Ceratodon purpureus*, 10 Tage bei 0° gehalten, bei — 17,1° C erfriert, während er die gleiche Zeit bei + 20° C aufbewahrt bei — 15,6° C getötet wird.

War damit die Akkommodationsfähigkeit von *Ceratodon purpureus* an eine höhere Temperatur festgestellt, sollten meine Versuche die Variationsfähigkeit des Erfrierpunktes entsprechend dem Wechsel der Außentemperatur für mehrere Arten klarlegen und über einige für die biologische Bewertung dieser Verhältnisse wichtige Faktoren Kenntnis verschaffen. Einesteils sollte über die Schnelligkeit und die Grenzen der Akkommodationszeit Aufklärung gegeben werden, andererseits besonders die Rückakkommodationsfähigkeit bei Eintritt der vorherigen Temperatur untersucht werden.

Wir haben gezeigt, daß die Laubmoose und ihre einzelnen Teile sich an die bei der Kultur herrschenden Temperaturen anpassen, was sich in der Lage des Erfrierpunktes widerspiegelt. Bei den jetzt zu besprechenden Versuchen werden wir einerseits von Material ausgehen, das bei + 20° C gewachsen ist und prüfen,

ob durch eine vier- bis fünftägige Einwirkung kälterer Temperaturen der Erfrierpunkt tiefer gelegt werden kann. Andererseits habe ich in der Natur in den Monaten Januar und Februar gesammeltes Material in höhere Temperaturen als die im Freien herrschenden (+ 10 bis + 30° C) gebracht, wodurch sich eine Verringerung der Kälteresistenz ergab. Durch Einwirkung von kälteren Temperaturen (— 5 bis — 10° C) wurde dann versucht, die ursprüngliche Resistenz, also die der Naturpflanze, möglichst wieder herzustellen.

Das Ergebnis der Versuche der ersten Art, wo bei + 20° C kultiviertes Material in tiefere Temperaturen kam, sind in folgender Tabelle zusammengestellt. *Fontinalis antipyretica*, *Amblystegium serpens* und *Ceratodon purpureus* stammen aus submersen Kulturen, die übrigens aus solchen in feuchter Luft.

Tabelle 20.

Bei + 20° C kultiviertes Material	Temp.-Minimum vor der Akkommodation	Akkommodation durch 5 Tage bei + 5° C		Akkommodation durch 2 Tage bei + 5° C und 3 T. bei — 20° C	
	submers	submers	turgeszent	submers	turgeszent
Fontinalis antipyretica	— 10° lbd. — 15° tot	— 15° 1/2 lbd.	— 15° Gr. b. 1/3 lbd.	— 15° lbd. — 20° einz. Zell. lbd.	— 15° 1/3 lbd. — 20° tot
Ceratodon purpureus	— 5° lbd. — 10° tot	— 10° Gr. b. 1/2 lbd.	— 10° 1/3 b. ganz lbd.	— 10° lbd.	— 10° 1/2 lbd.
Amblystegium serpens	— 10° lbd. — 15° tot	— 10° 1/2 b. ganz lbd — 15° tot	— 10° einz. Zell. lbd. — 15° tot	— 15° ält. Bl. lbd.	— 15° Gr. lbd.
Barbula ruralis	— 10° lbd. — 15° tot	— 15° Gr. lbd.	— 15° tot	— 15° lbd.	— 15° 1/3 lbd.
Plagiothecium denticulatum	— 10° Gr. b. 1/2 lbd. — 15° tot	— 10° Gr. lbd. — 15° tot	— 10° Gr. lbd. — 15° tot	— 15° Gr. lbd.	— 15° 1/2 lbd.
Catharinea undulata	— 10° tot — 5° lbd.	— 10° 1/2 lbd. — 15° einz. Zell. lbd.	— 10° 1/2 lbd. — 15° Gr. b. 1/2 lbd.	— 15° Gr. b. 1/2 lbd.	— 15° Gr. b. 3/4 lbd.
Bryum bimum	— 5° lbd. — 10° tot	— 10° tot	— 10° ält. Bl. 1/2 lbd.	— 10° Gr. lbd.	— 15° Gr. b. 2/3 lbd.
Funaria hygrometrica	— 5° tot	— 5° tot	— 5° tot	— 5° Gr. lbd.	— 5° tot

Wie man aus der Tabelle ersieht, in der zum Vergleich die Erfrierpunkte des nicht akkommodierten Materials in der zweiten Spalte beigefügt sind, wurde das kultivierte Material auf zweierlei

Art einer Beeinflussung durch kältere Temperatur ausgesetzt. Die dritte und vierte Spalte enthalten die Resultate einer Versuchsreihe, die fünf Tage lang bei einer Temperatur von + 5° C gehalten worden ist, während die in Kolumne 4 und 5 enthaltenen Proben zwei Tage bei + 5° C, dann aber drei Tage bei — 2° C über einer Kältemischung aufbewahrt worden waren. Vergleichen wir die Resultate beider Versuchsreihen, so ist die Einwirkung der Temperaturen unter Null von größerem Einfluß gewesen, indem hierbei durchgängig der Erfrierpunkt bedeutend tiefer gelegt worden ist als bei Einwirkung von lediglich + 5° C. Bei einigen Arten, besonders *Fontinalis*, *Ceratodon* und *Catharinea* ist auch schon in der ersten Versuchsreihe eine deutliche Erhöhung der Kälteresistenz zu konstatieren, während bei den anderen Spezies eine offensichtliche Schädigung verzeichnet werden muß, bei denen erst die Temperatur unter Null eine Akkommodation zur Folge hatte. Kommen also die Moose in Temperaturen unter Null, so daß sie in eine Kältestarre verfallen, ist eine deutliche Akkommodation an die kältere Temperatur vorhanden, während bei Temperaturen über Null, wo ein Lebensbetrieb noch möglich ist, eine Akkommodation nur teilweise, oft sogar eine Schädigung eintritt. Diese geringe Akkommodationsfähigkeit unter den letzteren Bedingungen wird jedoch kompensiert durch ein neues Sproßsystem, zu dessen Bildung der Temperaturwechsel den Anstoß gibt, und welches sich bei unseren Versuchsobjekten innerhalb des fünftägigen Aufenthaltes bei + 5° C schon reichlich entwickelt hatte.

Gehen wir nun zu den Versuchen über, bei denen im Freien im Januar und Februar gesammeltes Material, das also an kältere Temperatur angepaßt war, zwecks Akkommodation in warme Temperatur gebracht wurde. Für alle Versuche sei hier erwähnt, daß das zur Verwendung kommende Material ein einmaliges Gefrieren bei — 20° C ohne Schädigung aushielt. Um den Einfluß des Temperaturintervalls zu studieren, kamen Proben von diesem Material in eine Temperatur von + 10° C, + 20° C und + 30° C, wobei auch die Dauer der Einwirkung Berücksichtigung fand. Die Proben wurden dann bei — 20° C gefroren und auf ihre Lebensfähigkeit untersucht. Als allgemeines Resultat ergaben diese Versuche, daß, je höher der Temperatursprung und je länger die Einwirkung, um so intensiver die Akkommodation an die wärmere Temperatur war, die sich durch Abnahme der Kälteresistenz kundgab. Es seien nun die einzelnen Versuche etwas näher geschildert.

Tabelle 21.

	Akkommodation 12 Std.		Akkommodation 24 Std.		Akkommodation 36 Std.		Akkommodation 48 Std.	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent
Plagiothecium denticulatum	d. meist. Bl. lbd.	einz. Bl. 1/2 b. 3/4 tot, sonst lbd.	d. meist. Bl. lbd.	d. meist. Bl. lbd.	1/4 b. 3/4 lbd.	1/4 b. ganz lbd.	einz. Zell. lbd.	Zellgr. bis 1/4 lbd.
Bryum argenteum . . .	lbd.	lbd.	1/2 lbd.	1/3 b. 1/2 lbd.	1/2 lbd.	1/3 lbd.	Gr. lbd.	Gr. lbd.
Catharinea undulata . .	lbd.	lbd.	1/4 b. 1/2 lbd.	1/2 lbd.	1/2 lbd.	1/3 b. 1/2 lbd.	tot	1/2 lbd.
Ceratodon purpureus a)	lbd.	3/4 lbd.	tot b. 1/2 lbd.	1/4 b. 1/2 lbd.	Gr. b. 1/2 lbd.	Gr. b. 1/4 lbd.	Gr. b. 1/4 lbd., viele Bl. tot	Gr. lbd., viele Bl. tot
b)	3/4 b. ganz lbd.	d. meisten Bl. ganz lbd.	1/2 b. 3/4 lbd.	1/4 b. 1/2 lbd.	d. meist. Bl. tot	d. meist Bl. tot	Gr. lbd., die meist. Bl. tot	Gr. lbd., die meist. Bl. tot
Brachythecium rutabulum	lbd.	lbd.	1/2 b. ganz lbd.	1/4 b. 1/2 lbd.	Bl. 1/4 b. 1/2 lbd., d. meist. Bl. tot	Gr. b. 1/4 lbd., viele Bl. tot	einz. Bl. noch Gr. b. 1/2 lbd.	einz. Bl. noch Gr. b. 1/2 lbd.
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	lbd.	lbd.	lbd.	1/4 b. ganz lbd.	d. meist. Bl. ganz lbd.	viele Bl. noch ganz lbd.	d. meist. Bl. ganz lbd.	viele Bl. noch ganz lbd.
Fontinalis antipyretica .	1/2 b. ganz lbd.	tot	tot	tot	tot	tot	tot	tot
— *squamosa*	1/2 bis 3/4 lbd.	Gr. lbd.	tot	tot	tot	tot	tot	tot
Amblystegium serpens . .	lbd.	lbd.	ält. Bl. noch lbd.	ält. Bl. meist noch lbd.	viele Bl. noch ganz lbd.	mehr. Sprosse noch lbd.!	ält. Bl. noch stellenw. lbd.	mehr. ält. Bl. noch lbd.
Barbula ruralis	3/4 lbd.	3/4 lbd.	Gr. b. 3/4 lbd., einz. Bl. tot	Gr. b. 1/2 lbd., einz. Bl. tot	Gr. b. 1/4 lbd., viele Bl. tot	Gr. b. 1/4 lbd., viele Bl. tot	tot	tot
Brachythecium velutinum	lbd.	1/2 lbd.	Gr. b. 1/2 lbd.	Gr. lbd.	einz. Bl. noch Gr. b. 1/4 lbd.	tot	tot	tot

Die Moose befanden sich während der Akkommodation in turgeszentem Zustand unter ventilierten Glasglocken.

Erster Versuch.

Naturmaterial kam in eine Temperatur von + 10° C. Hierzu wurden *Barbula muralis* und *Hypnum aduncum* var. *polycarpum* verwendet. Nach fünftägigem Aufenthalt bei + 10° C bei — 20° C gefroren, erwiesen sich beide noch völlig lebend. Nach zehn Tagen war eine erhebliche Anzahl Zellen nach Gefrieren bei gleicher Temperatur abgestorben, nach zwanzig Tagen *Barbula muralis* völlig getötet, während *Hypnum aduncum* noch ein Drittel bis die Hälfte der Blattzellen lebend aufwies.

Zweiter Versuch.

Reichliches Material von elf Arten wurde der Zimmertemperatur von + 20° C ausgesetzt und nach 12, 24, 36 und 48 Stunden von jeder Art eine Probe bei — 20° C gefroren. Der Versuch (siehe Tab. 21) zeigt sehr schön die allmähliche Abnahme der Kälteresistenz entsprechend dem längeren Aufenthalt bei höherer Temperatur.

Dritter Versuch.

Als Ergänzung des vorigen Versuchs wurde eine Anzahl Arten drei Tage lang bei + 20° C gehalten, um den Einfluß der verlängerten Dauer der Einwirkung festzustellen. Die Proben wurden dann ebenfalls bei — 20° C gefroren, wobei sich folgende Resultate ergaben.

Tabelle 22.

	Submers	Turgeszent
Fontinalis antipyretica . .	tot	tot
— *squamosa*	tot	tot
Plagiothecium denticulatum	tot	einzelne Zellen b. ½ lbd., viele Blätter tot
Catharinea undulata . . .	Gr. lbd.	Gr. lbd.
Ceratodon purpureus . . .	tot	tot
Brachythecium rutabulum .	vereinzelte Basalzellen lbd.	Basalzellen b. ¼ lbd.
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	Basalzellen lbd.	Basalzellen lbd.

Man sieht, wie diese Ergebnisse die des zweiten Versuches kontinuierlich fortsetzen, indem bei — 20° C nach dreitägiger Einwirkung von + 20° C die Arten entweder tot oder sehr geschädigt sind.

Vierter Versuch.

Proben von dem gleichen Materiale ließ ich nach ein- und zweitägigem Aufenthalt im Wärmezimmer bei einer Temperatur von + 30° C bei — 20° C gefrieren. Auch dieser Versuch zeigte dieselben Resultate wie die vorhergehenden, daß je höher der Temperatursprung und je länger die Einwirkung ist, um so mehr die Kälteresistenz abnimmt.

Tabelle 23.

	Akkommod. 1 Tag bei + 30°		Akkommod. 2 Tage bei + 30°	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent
Fontinalis antipyretica	Gr. b. 1/2 lbd.	tot	— 15° tot	— 15° tot
— *squamosa*	1/2 b. 3/4 lbd.	tot	— 15° tot	— 15° tot
Plagiothecium denticulat.	Gr. lbd.	Gr. b. 1/3 lbd.	tot	tot
Catharinea undulata	Gr. lbd.	Gr. lbd.	tot	tot
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	Basalzell. lbd.	Basalzell. lbd.	tot	tot
Brachythecium rutabulum	1/3 lbd.	1/3 b. 1/2 lbd.	tot	einz. Zell. lbd.
Ceratodon purpureus	einz. Zell. lbd.	einz. Zell. lbd.	tot	tot
Amblystegium serpens	Gr. b. 1/2 lbd.	Gr. b. 1/4 lbd.	einz. Zell. lbd.	einz. Zell. lbd.

Bei diesen Versuchen, wo durch Erhöhung der Außentemperatur eine entsprechende Variation des Erfrierpunktes nachgewiesen wurde, könnte man vielleicht einer Schwächung des Protoplasten durch die infolge der höheren Temperatur vergrößerte Reaktionsgeschwindigkeit zu großen Einfluß zuschreiben. Deshalb werden uns die folgenden Daten über die Rückakkommodation an die ursprüngliche kalte Temperatur nach vorherigem Aufenthalt bei einer wärmeren ein viel deutlicheres Bild der großen Plastizität unserer Objekte entwerfen.

Zuerst wurden Rasen mehrerer Arten, die nach einmaligem Gefrieren bei — 20° C sich ebenfalls als völlig lebend erwiesen, fünf Tage bei + 20° C gehalten und dann Proben davon bei — 20° C gefroren, wobei bedeutende Schädigung resp. völliger Tod konstatiert wurde (s. Tab. 24). Das restierende akkommodierte Material wurde dann auf fünf Tage in eine Temperatur von + 3° C gebracht. Nach dem Kontrollfrieren bei — 20° C ergab die Untersuchung, daß durch diesen Aufenthalt in der kälteren Temperatur nur in ganz geringem Maße einzelne Arten ihre Kälteresistenz wieder erhöht hatten. Es wurde nun der Versuch wiederholt, um die Rückakkommodation anstatt bei konstanter Temperatur von + 3° C

bei einem allmählichen Fallen der Temperatur bis unter den Nullpunkt vor sich gehen zu lassen. Deshalb kamen dieses Mal die Objekte nach fünftägigem Aufenthalt bei + 20 ° C zwei Tage bei + 3 ° C, zwei Tage — 3 ° C, einen Tag bei — 5 ° C und einen Tag bei — 10 ° C. Wurde dann bei — 20 ° C gefroren, ergab sich das überraschende Resultat, daß sämtliche Arten lebende Elemente aufwiesen, drei sogar, nämlich *Amblystegium serpens*, *Brachythecium velutinum* und *Brachythecium rutabulum* völlig ungeschädigt waren, wie auch folgende Tabelle mitteilt.

Tabelle 24.

	Akkomm. an d. Wärme 5 Tage bei + 20 ° C		Rückakkommodation 5 Tage bei + 3 ° C		Rückakkommodation 2 T. + 3 ° C, 2 T. — 3 ° C, 1 T. — 5 ° C, 1 T. — 10 ° C	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent
Catharinea undulata . .	einz. Zell. lbd.	tot	tot	tot	Gr. b. 1/3 lbd.	Gr. lbd.
Plagiothecium denticulat.	einz. Zell. lbd.	tot	tot	Gr b. 1/3 lbd.	Gr. lbd.	1/3 b. 1/4 lbd.
Brachythecium rutabulum	Basalzell. lbd.	tot	Gr. b. 1/3 lbd.	Gr. b. 1/3 lbd.	ganz lbd.	1/2 b. ganz lbd.
— *velutinum* . . .	Gr. lbd.	Gr. lbd.	einz. Zell. lbd.	Basalzell. lbd.	ganz lbd.	ganz lbd.
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	einz. Bl. 1/4 b. 1/3 lbd.	d. Hälfte d. Blätt. teilw. lbd.	Gr. b. 1/2 lbd., die m. Bl. tot	Gr. b. 1/3 lbd.	1/2 b. ganz lbd.	1/3 b. ganz lbd.
Barbula ruralis . . .	tot	tot	Gr. lbd.	tot	1/4 b. 1/2 lbd.	Gr. b. 1/4 lbd.
Ceratodon purpureus a)	tot	tot	einz. Zell. lbd.	Gr. lbd.	1/2 lbd.	1/2 lbd.
b)	tot	tot	G. b. 1/4 lbd.	Gr. lbd.	1/2 lbd.	1/2 lbd.
Amblystegium serpens .	d. meisten Bl. lbd.	d. meist. Bl. lbd.	einz. Spr. ganz lbd.	d. Hälfte d. Blätt. noch lbd.	ganz lbd.	ganz lbd.

Noch evidenter zeigt die Erhöhung der Kälteresistenz resp. die Erniedrigung des Erfrierpunktes durch Einwirkung mäßigen Frostes ein zweiter Versuch, der im folgenden geschildert sei. Dasselbe Material, das zu dem in Tabelle 23 zusammengefaßten Versuch benutzt worden war, kam zwei Tage lang in eine Temperatur von + 30 ° C. Wie weit durch diesen Aufenthalt der Erfrierpunkt erhöht worden war, zeigen die Angaben in Tabelle 23,

wonach schon durch Gefrieren bei — 15° C einzelne Arten getötet waren. Brachte ich nun unser an die Wärme akkommodiertes Material drei Tage lang in eine Temperatur von — 3° C, und noch zwei Tage in eine solche von — 5° C und fror es dann bei — 20° C, zeigte sich bei der Untersuchung, daß sämtliche Arten, auch die vorher durch — 15° C getötet worden waren, lebend, einige sogar völlig ungeschädigt geblieben waren (*Brachythecium rutabulum* und *Amblystegium serpens*).

Tabelle 25.

	Rückakkommodation 3 Tage — 3° C, 2 Tage — 5° C	
	submers	turgeszent
Catharinea undulata	Gr. lbd.	Gr. b. 1/4 lbd.
Plagiothecium denticulatum . .	Gr. lbd.	tot
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	Basalzellen lbd.	1/4 b. 1/3 lbd.
Ceratodon purpureus a)	1/3 b. 1/2 lbd.	Gr. lbd.
b)	1/4 b. 1/3 lbd.	1/2 b. ganz lbd.
Brachythecium rutabulum . . .	alles lbd.	1/4 b. 1/2 lbd.
Fontinalis antipyretica	Gr. b. 1/2 lbd.	tot
— *squamosa*	Gr. b. 3/4 lbd.	einz. Zellen lbd.

Als Hauptergebnis haben wir also bei diesen letzten Versuchen die biologisch höchst wichtige Tatsache für Laubmoose nachgewiesen, daß auch nach Einwirkung höherer Temperaturen (bis + 30° C) Blätter, die in kälteren Temperaturen aufgewachsen waren, durch mäßige Temperaturen unter dem Nullpunkt, bei denen also eine Kältestarre eintritt, fast oder ganz zur ursprünglichen Kälteresistenz zurückgeführt werden können.

Daß die Akkommodation auch in der Natur eine große Rolle spielt, mag aus folgenden Beobachtungen hervorgehen. Von einer Anzahl Moose, die zu vorigen Versuchen verwandt worden waren, und ein Gefrieren bei — 20° C ungeschädigt ausgehalten hatten, war der Standort, an dem ich sie gesammelt hatte, markiert worden. Nachdem nach einer Frostperiode Tauwetter eingetreten war, wo am Tage die Temperatur bis + 12° C erreichte, wurden nach sieben Tagen von diesen markierten Standorten völlig lebende Proben entnommen und bei — 20° C gefroren. Wie man aus Spalte 1 und 2 der folgenden Tabelle ersieht, waren dadurch die meisten Arten ganz getötet worden und die übrigen wiesen nur noch wenige lebende Elemente auf. Nach einmaligem Gefrieren bei — 15° C waren die meisten Arten noch mehr oder minder

lebend. Daraus geht deutlich hervor, daß eine Akkommodation an die wärmere Witterung stattgefunden hatte. Daß hier tatsächlich eine Akkommodation vorlag, ließ sich daraus erkennen, daß eine Rückakkommodation dieses Materials an kältere Temperatur glänzend gelang. Es wurden nämlich Proben zwei Tage lang bei — 5° C und zwei Tage bei — 10° C aufgestellt und dann bei — 20° C gefroren. Bei der Untersuchung zeigte es sich nun, daß sämtliche Arten noch lebende Blattzellen enthielten, wie man aus Spalte 6 und 7 folgender Tabelle ersehen kann.

Tabelle 26.

	Akkommodation an die Wärme in der Natur				Rückakkommodation 2 Tage — 5° C 2 Tage —10° C	
	Bei —20° gefroren		Bei —15° gefroren		Bei —20° gefroren	
	submers	turgeszent	submers	turgeszent	submers	turgeszent
Plagiothecium denticulat.	tot	tot	einz. Äste ½ b. ¾ lbd.	½ b. ganz lbd.	Gr. b. ¼ lbd.	¼ b. ½ lbd.
Mnium rostratum . . .	tot	tot	Gr. b. ½ lbd., viele Bl. tot	½ b. ganz lbd.	Gr. lbd.	Gr. b. ½ lbd.
Catharinea undulata . .	Gr. lbd.	tot	½ lbd.	½ lbd.	½ b. ¾ lbd.	¼ b. ½ lbd.
Barbula muralis . . .	tot	tot	Gr. lbd.	tot	Gr. lbd.	Gr. b. ¼ lbd.
Ceratodon purpureus a)	tot	tot	½ b. alles lbd.	½ b. ¾ lbd.	Gr. ganz lbd.	Gr. lbd.
b)	tot	tot	½ b. ¾ lbd.	½ lbd.	Gr. b. ¼ lbd.	Gr. b. ½ lbd.
Brachythecium rutabulum	einz. Bl. lbd.	einz. Bl. lbd.	½ b. alles lbd.	lbd.	¼ b. ¾ lbd.	⅓ b. alles lbd.
Bryum argenteum . .	einz. Zell. lbd.	einz. Zell. lbd.	½ b. ¾ lbd.	½ b. ¾ lbd.	¼ b. ganz lbd.	½ b. ¾ lbd.
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	vereinzelte Basalzell. lbd.	einz. Basalzellen lbd.	⅓ lbd.	Gr. lbd.	Basalzellen b. ¼ lbd.	Basalzellen lbd.

Fassen wir noch einmal kurz unsere Ergebnisse über die Akkomomdationsfähigkeit der Laubmoose zusammen.

Die eigentümliche Beschaffenheit des Laubmoosprotoplasten gestattet diesem, auf die äußeren Temperatureinflüsse in verschiedener Weise zu reagieren.

1. Die Akkommodation an höhere Temperaturen ist ohne Ausnahme bei allen geprüften Moosarten eine intensive und rasche und

zeigt sich in einer bedeutenden Abnahme der Kälteresistenz resp. Erhöhung des Gefrierpunktes.

2. Die Akkommodation an tiefere Temperaturen gelingt den meisten Arten nur dann mit Vorteil, wenn dabei der Protoplast sich in dem Zustand einer Kältestarre befindet, mit anderen Worten, bei Temperaturen unter dem Nullpunkt. Sinkt die Temperatur nur bis auf wenige Grad über den Nullpunkt, kann also der Lebensbetrieb noch stattfinden, erfolgt durch den Temperaturwechsel eine Schwächung des Protoplasten, die eine Folge der ausgeprägten Anpassungsfähigkeit ist. Doch wird bei genügender Feuchtigkeit für die schlafenden Augen der Anstoß zum Austreiben gegeben, wobei sich das entstehende Sproßsystem den jetzt herrschenden äußeren Verhältnissen anpaßt.

g) Die Beziehungen zwischen Turgor und Erfrierpunkt der Moosblattzelle.

Da schon von verschiedenen Autoren Untersuchungen über den Zusammenhang von Turgor und Kälteresistenz angestellt worden sind, habe ich zum Schluß noch diese Frage bei unseren Objekten einer Prüfung unterworfen. Lidfors (1907, S. 66 ff.) hat eine große Anzahl Phanerogamen zu verschiedenen Jahreszeiten auf ihren Turgorwert hin untersucht und die interessante Tatsache festgestellt, daß durchgängig im Winter eine Steigerung des Turgors stattfindet, während im Frühling der Turgor wieder auf das relativ niedrige Herbstniveau zurückgeht. Daß durch eine solche selbstregulatorische Erhöhung des Turgors und die daraus resultierende Erhöhung des Gefrierpunktes des Zellsaftes die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte gesteigert werden kann, hat schon Pfeffer (1904, S. 317) hervorgehoben. Rein (1908, S. 28) sucht insofern Beziehungen zwischen Turgor und Gefrierpunkt zu finden, als er eine große Anzahl Phanerogamen und Kryptogamen auf ihren Turgorwert untersucht und mit den Erfrierpunkten der betreffenden Arten vergleicht. Daß dabei kein Zusammenhang zwischen osmotischem Druck und Erfrierpunkt zu finden war, lag auf der Hand. Auch ich konstatierte bei den Laubmoosen, daß der osmotische Druck der systematischen Einheit in kein Verhältnis zum Erfrierpunkt gebracht werden kann. Die interessante Tatsache, daß bei Wechsel der Außentemperatur selbstregulatorisch auch der osmotische Druck sich ändert, ist von Copeland (1896, S. 4—11) für Laubmoose festgestellt worden. Dieser stellte mit

Mnium cuspidatum derart Versuche an, daß er Pflanzen aus einem Kaltraum von + 2 ° C in ein Treibhaus mit + 18 bis + 20 ° C brachte, wo sie 14 Tage verblieben und eine Abnahme des Turgors notiert wurde. Dann kamen sie in die kalte Temperatur zurück und nach acht Tagen wurde der Turgor gemessen, wobei wieder eine Erhöhung festgestellt wurde. Umgekehrt angestellte Versuche, wobei etiolierte Pflanzen in die Kälte kamen, zeigten auch das entsprechende Resultat, nämlich eine Erhöhung des Turgors. Copeland hat auch schon die biologische Bedeutung dieses Vorganges für die Moospflanze bei vorübergehender Variation der Außentemperatur kurz angedeutet. Um nun den natürlichen Verhältnissen, wo meist ein schnellerer Wechsel der Temperatur als in den Copelandschen Versuchen vorliegt, mehr zu entsprechen, habe ich folgende Versuche angestellt. Moosrasen verschiedener Arten wurden geteilt und die eine Hälfte 25 Stunden im Zimmer bei + 20 ° C, die andere Hälfte bei + 1 ° C über einer Kältemischung gehalten und nach Ablauf dieser Zeit mittels Kaliumnitratlösung in Stufen von ½ % der Turgor bestimmt. Dabei war auffallend, daß die oft die größte Resistenz zeigenden Basalzellen, die zugleich auch die größten Zellen des Blattes darstellen, fast durchgehend einen niedrigeren osmotischen Wert aufwiesen als die Zellen der Lamina. Auch war bei diesen vergleichenden Untersuchungen darauf zu achten, daß gleichaltrige Blätter berücksichtigt wurden; denn die jüngeren Sproßabschnitte zeigten fast immer einen um 1 % Kaliumnitrat niedrigeren osmotischen Wert als die älteren.

Die umstehende Tabelle enthält die ermittelten Werte, wobei noch zu bemerken ist, daß bei der angegebenen Konzentration die Plasmolyse gerade anfing.

Es zeigte sich also aufs deutlichste, daß von den 15 untersuchten Arten zwölf bei Wechsel der Außentemperatur an den kälteren Standorten einen höheren Turgorwert aufwiesen als das gleiche Material an einem wärmeren. Drei Arten waren indifferent, ihr osmotischer Wert zeigte keine Schwankung bei Temperaturwechsel. Daß in dieser schnellen Einstellung des Turgors auf die Außentemperatur, wo sie vorhanden ist, dem Laubmoos eine nicht unwesentliche Hilfe bei kleineren Schwankungen der Außentemperatur gegeben ist, da durch Steigerung des osmotischen Wertes des Zellsaftes zugleich auch der Gefrierpunkt entsprechend erniedrigt wird, braucht wohl nur angedeutet zu werden.

Tabelle 27.

Bas. = Zellen des Blattgrundes. Lam. = Zellen der Lamina.

	Osmotische Drucke	
	von Pflanzen bei + 20° C aufgestellt	von Pflanzen bei + 1° C aufgestellt
Catharinea undulata		
a) von ungeschütztem Standort, kleine gelbliche Pflanzen . .	Bas. 4 %, Lam 4,5 %	Bas. 5 %, Lam. 5,5 %
b) von geschütztem Standort, größere dunkelgrüne Pflanzen	Bas. 4 %, Lam. 5 %	Bas. 5,5 %, Lam. 6 %
Funaria hygrometrica	Bas. 3,5 %, Lam. 4—4,5 %	Bas. 4 %, Lam. 5—5,5 %
Bryum argenteum	Überall 3 %	Überall 3,5 %
Brachythecium rutabulum . . .	Bas. 6 %, Lam. 7 %	Bas. 8 %, Lam. 9 %
Webera nutans	Bas. 4,5 %, Lam. 5 %	Bas. 5 %, Lam. 5,5 %
Plagiothecium denticulatum . . .	Überall 3 %	Überall 3,5 %
Hypnum aduncum var. *polycarpum*	„ 8 %	„ 9 %
Mnium rostratum	„ 5 %	„ 6 %
Barbula muralis	Bas. 3,5 %, Lam. 4 %	Bas. 4 %, Lam. 4,5 %
Fontinalis antipyretica	Überall 5,5 %	Überall 6,5 %
— *squamosa*	Bas. 5,5 %, Lam. 6 %	Bas. 6 %, Lam. 6,5 %
Hypnum adunc. var. *pseudofluitans*	Überall 3 %	Überall 3 %
Barbula ruralis	Bas. 4 %, Lam. 5 %	Bas. 4 %, Lam. 5 %
Ceratodon purpureus	Überall 3 %	Überall 3 %

III. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Resultate.

1. Die Laubmoose besitzen im allgemeinen eine große Resistenz gegen ununterbrochene Austrocknung durch Verdunsten des Zellwassers, die jedoch nach dem Standort, dem sich die einzelne Art angepaßt hat, nicht unbedeutend variiert. Auch innerhalb der systematischen Einheit schwankt je nach den am Standort gebotenen Feuchtigkeitsverhältnissen die Trockenresistenz, indem sie durch eine große Anpassungsfähigkeit des Protoplasten an diese Feuchtigkeitsverhältnisse reguliert wird.

2. In der Luft enthaltener Wasserdampf schützt das Laubmoosstämmchen vor einer zu weit gehenden und so schädigend wirkenden Austrocknung und ist daher ein nicht zu unterschätzender Faktor zur Verlängerung der Lebensdauer.

3. Durch die Wuchsform vieler Laubmoose in Polstern und dichten Rasen wird eine Reduktion der verdampfenden Oberfläche und somit Verzögerung der Zellwasserabgabe bei Trockenheit erzielt, wodurch ebenfalls die Lebensdauer günstig beeinflußt wird.

4. Im Gegensatz zu einer ununterbrochenen Trockenperiode wirkt abwechselndes Austrocknen und Wiederbefeuchten relativ schnell auf die Laubmoosprotoplasten schädigend ein.

5. Die im Laubmoosstämmchen befindlichen schlafenden Augen und entsprechenden blattwinkelständigen Stengelzellen sind den Blattzellen an Trockenresistenz weit überlegen und durch ihre regenerative Potenz, bei Eintritt von Feuchtigkeit ein neues Sproßsystem und Protonema auszubilden, imstande, auch nach sehr extremer Einwirkung von Trockenheit ein Weiterbestehen des Moosindividuums zu ermöglichen. Ebenso ergab es sich, daß auch bei Eintritt von übermäßiger Feuchtigkeit ein an geringere Feuchtigkeit angepaßtes Sproßsystem allmählich unterliegt und durch ein neues den jetzt herrschenden Verhältnissen sich anpassendes abgelöst wird.

6. Auch das Protonema und die jungen Seten zeigen eine Anpassungsfähigkeit an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standorts, die sich in einer entsprechenden Schwankung der Trockenresistenz äußert.

7. Das Überdauern längerer Trockenperioden wird den jungen Seten vor allem durch die Haube als ein die Verdunstung hinderndes Organ ermöglicht.

8. Die große Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung tritt auch bei Behandlung mit osmotisch wirkenden Lösungen zutage. Bei Eintrocknung der Objekte in den der Verdunstung überlassenen Medien zeigten einen schädigenden Einfluß verdünnte Lösungen von Kaliumnitrat, Glyzerin und teilweise auch Traubenzucker, während Rohrzucker sich als indifferenter Stoff erwies. Die Giftwirkung des Kaliumnitrats konnte bei mehreren Arten durch Beigabe von Calciumchlorid aufgehoben werden.

9. Protonema und junge Seten hielten dem Wasserentzug auf osmotischem Wege mit Kaliumnitrat-, Glyzerin-, Rohrzucker- und Traubenzuckerlösung nicht stand, während Sporen nur ein Eintrocknen in Rohr- und Traubenzuckerlösung überdauerten.

10. Die Feststellung der Temperaturminima der Laubmoosstämmchen ergab, daß die meisten Arten Temperaturen bis —10° C ohne wesentliche Schädigung aushielten und daß der Erfrierpunkt der Blätter der meisten Arten über —20° C liegt. Bei —30° C waren auch die resistentesten Arten tot.

11. Die regenerativen Zellkomplexe, die, wie wir oben gesehen haben, die gegen Trockenheit resistentesten Elemente des Laub-

moosstämmchens sind, stellen auch die gegen Frost resistentesten Elemente dar und betätigen sich nach Frostperioden gleichfalls regenerativ.

12. Eine durchgehende Parallele zwischen Trockenresistenz und Kälteresistenz ist bei den systematischen Einheiten der Laubmoose nicht vorhanden. Jedoch zeigte es sich, daß einzelne Arten durch vorhergehende Austrocknung gegen Frost bedeutend resistenter gemacht werden können, woraus wir schließen können, daß dieselbe Art auch an Standorten, wo sie der Austrocknung öfters ausgesetzt ist, einen tieferen Erfrierpunkt zeigt als an feuchteren.

13. Der Erfrierpunkt des Protonemas ist, gleiche Außenbedingung vorausgesetzt, übereinstimmend mit dem des zugehörigen Gametophyten, während die jungen Seten bei —20° C die Grenze ihrer Lebensfähigkeit erreicht haben.

14. Außerdem variiert der Erfrierpunkt des Laubmoosstämmchens, des Protonemas und der jungen Seten innerhalb der systematischen Einheiten entsprechend der beim Wachstum herrschenden Temperatur, woraus wir auf eine direkte Anpassungsfähigkeit der tätigen Vegetationspunkte schließen können.

15. Die Reaktionsfähigkeit auf die Außentemperatur äußert sich auch noch auf eine zweite Art, indem die ausgewachsenen Teile eines Individuums bei einem Temperaturwechsel diesem entsprechend ihren Erfrierpunkt verschieben. Diese Akkommodationsfähigkeit äußert sich sowohl bei Eintritt höherer als auch niederer Temperatur. Bei Eintritt höherer Temperatur ist die Akkommodation durchgehends eine intensive und rasche und zeigt sich in einer bedeutenden Abnahme der Kälteresistenz. Bei Eintritt tieferer Temperaturen ist eine Akkommodation meist nur dann vorhanden, wenn die Temperatur unter den Nullpunkt sinkt, so daß der Protoplast in den Zustand einer Kältestarre verfällt. Eine allmähliche Zunahme der Kälte begünstigt bedeutend die Akkommodation gegenüber plötzlichen Temperatursprüngen. Sinkt die Temperatur nur bis auf wenige Grade über dem Nullpunkt, findet also ein Lebensbetrieb noch statt, hat der Temperaturwechsel eine Schwächung des Protoplasten zur Folge. Zu gleicher Zeit wird die regenerative Potenz der schlafenden Augen ausgelöst und es bildet sich ein neues Sproßsystem, das sich der jetzt herrschenden tieferen Temperatur anpaßt.

16. Beziehungen zwischen Turgor und Kälteresistenz sind insofern vorhanden, als bei den meisten Arten die Blattzellen bei

niedriger Temperatur einen höheren osmotischen Wert aufweisen als bei höherer, wodurch der Gefrierpunkt des Zellsaftes erniedrigt wird.

Zum Schluß sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. W. Pfeffer, für die dauernde Anregung und Unterstützung, die er mir jederzeit zuteil werden ließ, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichnis.

Apelt, A., Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. IX, 1909, S. 215—262.

Copeland, E. B., Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Diss. Halle 1896.

Correns, C. (I), Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose. Jena, 1899.

— (II), Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener, 1899, S. 385—410.

Dalmer, M., Über stärkereiche Chlorophyllkörner im Wassergewebe der Laubmoose. Flora, Bd. 74, 1891, S. 460—465.

Fischer, H. W., Gefrieren und Erfrieren, eine physikochemische Studie. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. X, 1911, S. 132—234.

Göbel, H., Organographie, I. Teil, Jena, 1898.

Göppert, H. R. (I), Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, Breslau, 1830.

— Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen, Stuttgart, 1883.

Haböck, M., Beiträge zur Ombrophilie und Ombrophobie der Pflanzen. Öst. Bot. Zeitschrift, Bd. LX, 1910, S. 187—198, 230—235.

Lidforss, B., Die wintergrüne Flora. Lund, 1907.

Lorentz, P. G., Beiträge zur Biologie und Geographie der Laubmoose. Diss. 1860.

Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena, 1897.

Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. I. Teil, Bd. IX, 1880, S. 133—189; 2. Teil, Bd. XV, 1886, S. 453—610.

Müller, K., Untersuchung über die Wasseraufnahme durch Moose und verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1909, S. 587—598.

Pfeffer, W. (I), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig, 1904.

— (II), Zwei Mißbildungen von Laubmoosfrüchten. Jahresber. der Naturf.-Gesellsch. Graubündens, Heft XIII, 1868, S. 150—157.

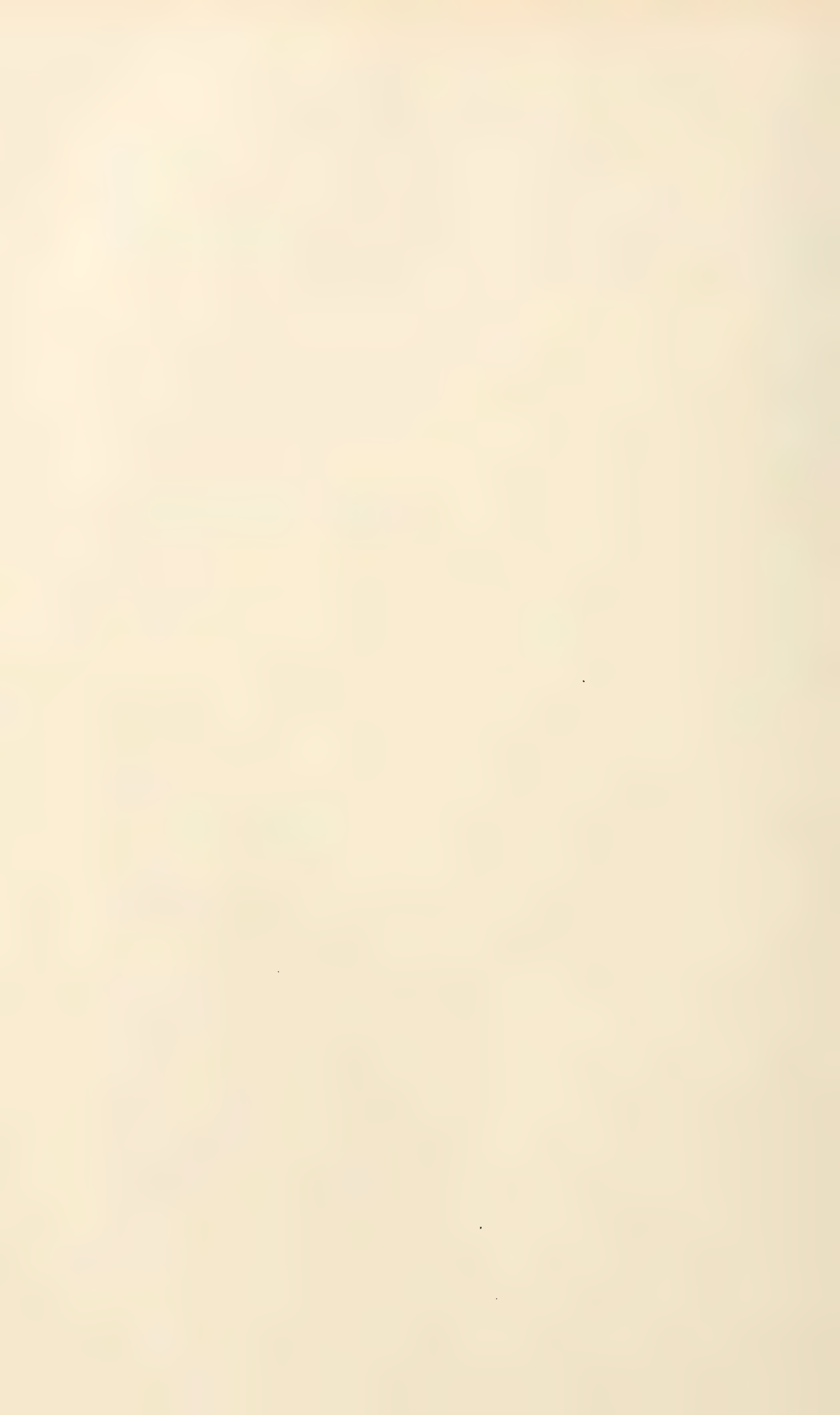
Pfundt, M., Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1909/10, S. 1—40.

Rabe, F., Über die Austrocknungsfähigkeit gekeimter Samen und Sporen. Flora, Bd. 95, 1905, S. 253—324.

Rein, R., Untersuchungen über den Kältetod der Pflanzen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 80, 1908, S. 1—38.

Schimper, W., Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. Straßburg, 1848.

Schröder, G., Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Unters. a. d. Bot. Inst. z. Tübingen, Bd. II, 1886, S. 1—53.



Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band L.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfzigster Band. Fünftes Heft.
Mit Tafel VI und 113 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1912

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12 a**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im April 1912.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Cystiden und verwandter Organe.

Von

F. Knoll.

Mit Tafel VI und 69 Textfiguren.

Aus der Fülle der Ausgliederungen, die auf der Oberfläche der Fruchtkörper vieler Hymenomycetenarten vorkommen, will ich in der vorliegenden Publikation zwei Arten von Haaren herausgreifen, die mit geringen Ausnahmen einer und derselben physiologischen Kategorie angehören, aber bisher immer aus topographischen oder entwicklungsgeschichtlichen Gründen getrennt behandelt und dementsprechend verschieden bezeichnet worden sind. Es sind dies die Cystiden und die Cystidiformzellen. Mit dem zuerst genannten Namen bezeichnet man seit Leveillé die zwischen den Elementen des Hymeniums auftretenden Haarbildungen, während ich mit dem Namen Cystidiformzellen im Anschluß an Topin (1901) die den Cystiden ähnlich oder gleich gebauten Haare der sterilen Fruchtkörperoberfläche bezeichnen will. Die den Cystiden in Gestalt und Funktion gleichwertigen Haare des Randes der Hymeniallamellen vieler Agaricaceenfruchtkörper wurden bald zu den Cystiden gerechnet, bald aber den Cystidiformzellen angegliedert.

Die vorliegende Arbeit soll den Nachweis liefern, daß die von mir untersuchten Cystiden (mit Ausnahme der *Coprinus*-Cystiden) und Cystidiformzellen in physiologisch-anatomischer Hinsicht zu einer einzigen Kategorie gehören und daß sie ihrer Funktion nach als Hydathoden aufzufassen sind.

I. Historischer Teil.

Die bisherigen Anschauungen über die Natur der Cystiden wurden zuletzt von Fayod (1889) und Topin (1901), sowie neuerdings von Buller (1910) ausführlich zusammengestellt. Doch ist die letzterwähnte Zusammenstellung insofern unvollständig, als die sehr wichtigen französischen Arbeiten, sowie die Publikation Wettsteins (1887) nicht berücksichtigt worden sind. Dafür bringt jedoch die Arbeit Bullers einige wichtige Zitate aus der in englischer Sprache erschienenen Literatur, die in den französischen Arbeiten nicht enthalten sind. Nachdem die Anschauung, daß die Cystiden männliche Geschlechtsorgane repräsentieren, endgültig fallen gelassen war, interessierte besonders die Feststellung der zwischen den Cystiden und Basidien vorhandenen morphologischen Beziehungen. In dieser Hinsicht standen immer die großen Cystiden einiger *Coprinus*-Arten, besonders die von *C. atramentarius* Bull. im Mittelpunkte des Interesses. Infolge ihrer auffallenden Größe forderten auch gerade diese Cystiden zu einer physiologischen Deutung ihrer Gestalt heraus. Dies gilt besonders für die Arbeit Wettsteins, sowie für die Publikation Bullers. Letztere hat wohl einige neue interessante Details (über das Zerfließen der Cystiden von *C. atramentarius*) festgestellt, doch hat sie zu den von Brefeld (1877, S. 58, *C. stercorarius*) und später von Wettstein (1887) angegebenen Argumenten nichts Wesentliches hinzufügen können. Es gilt demnach noch immer die Auffassung, daß die Cystiden von *Coprinus atramentarius* Pfosten darstellen, welche bewirken sollen, daß während der Ausbildung der Sporen die Hymeniallamellen dauernd in einem genügenden gegenseitigen Abstand verbleiben und so hinreichend freien Raum für die Entwicklung der Sporen schaffen. Auch genügt der dadurch erhaltene Raum zwischen den Lamellen, um beim Abschießen der Sporen ein Anprallen derselben an die gegenüberliegende Hymenialfläche zu verhindern. Auf diesen Umstand hat Buller hingewiesen. Ob diesen Cystiden nicht doch noch andere Funktionen zukommen, muß durch weitere Untersuchungen festgestellt werden. Die Cystiden von *Coprinus atramentarius* stellen dadurch, daß sie kein freies Ende besitzen, einen von den übrigen Cystiden vollkommen abweichenden Fall dar. Es ist deshalb auch nicht möglich, die Vermutungen über die Funktion der Cystiden von *C. atramentarius* auf die anderen Cystiden zu übertragen.

Es wird bereits von den älteren Autoren angegeben, daß an der Spitze der Cystiden mancher Arten oft Tröpfchen zu bemerken sind. Solche Tröpfchen hat auch De Bary (1884) beobachtet, doch sagt er von den Cystiden (S. 328): „Daß ihre Oberfläche feucht ist und oft Flüssigkeitströpfchen trägt, ist eine Erscheinung, welche sie mit allen saftreichen, freien Pilzzellen gemein haben.“ Damit wurde der an den Cystiden beobachteten Flüssigkeitsabgabe jede besondere Bedeutung abgesprochen, und ich glaube, daß diese Bemerkung einer solchen Autorität viel dazu beigetragen haben dürfte,· den wahren Sachverhalt so lange Zeit unerkannt zu lassen. Erst das Auffinden von Kristalldrusen an der Spitze zahlreicher Cystiden hat später die Vermutung aufkommen lassen, daß die Cystiden als Exkretionsorgane aufzufassen seien. Diese Ansicht wurde zuerst von Patouillard (1887, S. 48 [Zit. n. Fayod]) ausgesprochen. Später hat Fayod (1889, S. 259) die Verallgemeinerung dieser Ansicht Patouillards wieder als sinnlos verworfen, ohne jedoch eine bessere allgemeine Deutung vorbringen zu können. Nur bei der Erwähnung des *Agaricus lacrimabundus* Bull. sagt Fayod: „Le fait que les cystides en général et ceux d'*Agaricus lacrymabundus* Bull. en particulier sécrètent de l'eau en abondance n'a rien d'étonnant, vu le turgor considérable qui existe dans leur intérieur. Chez ce dernier Agaric, il se pourrait même qu'il y ait déjà une disposition de ces organes à devenir de vrais organes d'excrétion, dans le sens de Patouillard.“ Die Wasserabsonderung wird auch hier als bedeutungslose Erscheinung hingestellt. Dagegen hat sich Topin (1901) wieder vollständig der Auffassung Patouillards angeschlossen. Doch hat Topin daneben noch die Ansicht vertreten, daß die Cystiden in jüngeren Entwicklungsstadien als Reservestoffspeicher des Hymeniums zu dienen hätten (1901, S. 86). Dabei soll die exkretorische Tätigkeit erst dann eintreten, wenn die Speicherfunktion bereits vorüber ist. Die Ausscheidung der Exkrete sei nichts weiter als eine natürliche Folge der mit der Aufzehrung der Reservestoffe verbundenen chemischen Tätigkeit. Bei der Auffassung als Exkretionsorgane wurde das Hauptgewicht auf die mit dem Wasser aus den Cystiden ausgeschiedenen gelösten Stoffe gelegt, nicht aber auf die Wasserabscheidung als solche. Die einzige Bemerkung über die Bedeutung der Wasserabgabe fand ich bei Massee (1906, S. 350 nach einem Zitat bei Buller a. a. O. S. 615). Dieser Forscher sagt von den Cystiden der Gattung *Peniophora:* „When young the cystidia appear to act as

organs of transpiration; very minute drops of water containing the lime salt in solution are liberated by the cystidia, and as the water evaporates, the lime is deposited as a superficial crust.“ Damit ist wohl gesagt, daß die Wasserabgabe in der Jugend der Cystide die Hauptfunktion darstellt. Mit Rücksicht auf die eben zitierte Stelle sagt dann Buller (a. a. O): „From these observations it seems not unlikely that in some cases at least cystidia have excretory functions comparable with those of certain epidermal hairs of flowering plants.“ Es gibt also auch Buller nur für einige Fälle zu, daß die Cystiden Exkretionsorgane sind. Es ist demnach heute noch immer nicht festgestellt, ob allen Cystiden (mit Ausnahme der ganz abweichend gebauten *Coprinus*-Cystiden) eine gemeinsame Funktion zugeschrieben werden kann, oder ob die Ansicht De Barys (1884, S. 328 unten) die beste Formulierung der Tatsachen darstellt, nach der ihre Funktion bei einzelnen Arten verschieden sein dürfte, so daß die Resultate der Beobachtung an Einzelfällen keine Verallgemeinerung zulassen.

Die Angaben über die Cystidiformzellen sind recht spärlich. De Seynes (1863, S. 19) hat hervorgehoben, daß eine weitgehende Analogie zwischen den Cystiden und den Zellen des Lamellenrandes, sowie den auf der (sterilen) Oberfläche des Hutes von *Coprinus micaceus* vorhandenen mehr oder weniger kugeligen Zellen besteht. Fayod (1889, S. 245) hat für die den Cystiden ähnlichen Haare der „cuticule hyméniforme“ des Hutes einiger Arten von *Russula, Collybia* u. a. den Namen „dermatocystides“ vorgeschlagen. Er sagt von diesen Zellen, daß sie sich nicht oder nur wenig von den Cystiden unterscheiden. Topin (1901) schließt sich der Meinung jener Autoren an, die in den „cellules cystidiformes“ ein Mittelding zwischen den „cellules“ und den „cystides vraies“ sahen. Von Topin werden (a. a. O. pl. I und II) solche Zellen von Arten der Gattung *Inocybe* und *Collybia* abgebildet. (Doch sind diese und die übrigen Abbildungen dieser Publikation höchst unvollkommen und roh ausgeführt, so daß aus ihnen fast nichts zu entnehmen ist.) Topin rechnet auch die Haare des Lamellenrandes zu den Cystidiformzellen. Er hält sie, wie die Cystiden, für Exkretionsorgane.

Ich habe nun seit drei Jahren die Cystiden und Cystidiformzellen zahlreicher Hymenomycetenarten studiert und an fast allen als gemeinsames Merkmal die Absonderung von Flüssigkeit

nachweisen können. Diese Flüssigkeitsausscheidung war in manchen Fällen (*Psathyrella disseminata*, *Ps. gracilis*, *Coprinus ephemerus*) so stark, daß die Vermutung nahe lag, daß diese Organe die Hydathoden der Fruchtkörper darstellen. Um jedoch diese Haare als Hydathoden bezeichnen zu können, mußte ich an ihnen Einrichtungen nachweisen, die eine deutliche Beziehung zu dieser Funktion erkennen lassen. Nach solchen Einrichtungen hatte bisher noch kein Forscher gesucht, der sich mit diesen Organen beschäftigte. Im speziellen Teile dieser Arbeit habe ich in einer Anzahl ausgewählter Beispiele solche Einrichtungen beschrieben und im allgemeinen Teil zusammenfassend verwertet. Eine Vollständigkeit strebt diese Beispielreihe natürlich nicht an; sie soll nur in einer logischen Reihe die Ausbildungsweise typischer Trichomhydathoden vorführen und dabei zugleich zeigen, daß neben der Hauptfunktion, beziehungsweise Urfunktion dieser Organe, der Hydathodentätigkeit, von ihnen im Laufe der Zeit auch noch andere Funktionen, wie die Absonderung gelöster Endprodukte des Stoffwechsels, sowie mechanische Aufgaben übernommen worden sind.

II. Spezieller Teil.

1. *Psathyrella disseminata* (Pers.) Quél.

Die Fruchtkörper dieser Art[1]) habe ich verschiedenen Stellen des Grazer botanischen Gartens entnommen. Sie lassen schon mit freiem Auge sowohl am Stiele als auch an der Hutoberfläche einen relativ dichten Besatz von gerade abstehenden kurzen Haaren erkennen. Besonders schön sieht man diesen Haarüberzug an jüngeren, noch licht gefärbten Fruchtkörpern. In Figur 1 der Tafel VI ist ein solcher Fruchtkörper nach einer bei schwacher Vergrößerung angefertigten Mikrophotographie wiedergegeben. Da die Aufnahme bei durchfallendem Lichte hergestellt wurde, so zeigt

---

1) Die Bestimmung aller von mir untersuchten Arten (mit Ausnahme von *Peniophora glebulosa* (Fr.) Sacc. et Syd., siehe Anm. S. 486) verdanke ich der großen Freundlichkeit von Abb. G. Bresadola-Trient. G. Bresadola ist auf Grund der Untersuchung meines Originalmaterials zur Ansicht gekommen, daß die von mir seinerzeit (vgl. Österr. Bot. Zeitschr. Jahrg. 1909, Nr. 4) als neue *Coprinus*-Art (*C. stiriacus*) beschriebenen Exemplare zur nahe verwandten Gattung *Psathyrella*, u. z. zu *Ps. disseminata* (Pers.) Quél. gehören. Ich habe deshalb diese Spezies im Sinne von Bresadola hier unter dem zuletzt genannten Namen angeführt.

sie nach Art eines Schattenrisses nur das Längsprofil des Objekts. Ich fand, daß diese Art der Darstellung sich für diese Zwecke vortrefflich eignet, da sich das Charakteristische dabei sehr gut zur Anschauung bringen läßt. Die Haare heben sich deutlich von der Oberfläche des Fruchtkörpers ab und ragen ziemlich gleichmäßig über diese empor. An manchen Haaren — besonders rechts unten an der Grenze zwischen Hutrand und Stiel — lassen sich kugelige Endanschwellungen erkennen: das sind kleine Flüssigkeitstropfen, welche an den Enden der Haare zur Ausscheidung gelangen, aber hier an den allermeisten Haaren bereits verdunstet sind. Nur an der bezeichneten Stelle haben sich die Tröpfchen längere Zeit erhalten, weil sie dem feuchten Substrate (Erde) zugekehrt waren, demnach in feuchter Luft sich befanden. Wird ein junger Fruchtkörper, der sich noch auf einem Stück des ursprünglichen Substrats befindet, bei genügender Wasserzufuhr längere Zeit in hinreichend feuchter Luft gehalten, so werden diese Tropfen bedeutend größer, so daß dann ein solcher Fruchtkörper am Ende eines jeden Haares eine deutlich sichtbare Kugel trägt. In Figur 2 der Tafel VI ist eine Mikrophotographie wiedergegeben, die in gleicher Weise, wie die soeben erwähnte, jedoch bei stärkerer Vergrößerung angefertigt wurde. Sie stellt ein Stück des Stiels eines jüngeren Fruchtkörpers dar, der vom feuchten Substrat genommen und mit wenig Wasser unter ein Glimmerdeckplättchen gebracht worden war, um das rasche Verdunsten der ausgeschiedenen Tropfen zu verhindern. Auf der linken Seite des abgebildeten Stielstückes, die vom feuchten Substrate abgekehrt war, sind die Tropfen größtenteils verdunstet, zum Teil aber beim Einbringen unter das Deckplättchen abgestreift worden. Dadurch zeigt das Bild sehr gut den Gegensatz im Aussehen der Haare mit und ohne den ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen. Man sieht zugleich, daß die Tropfen im Vergleich zur Dicke des Haares eine ganz beträchtliche Größe erlangen (vgl. auch Fig. 1 des Textes). An den Haaren der Stieloberfläche ist der Tropfen genau axial gestellt, an den Haaren des Hutes dagegen vielfach etwas schräg, wie dies in Figur 1 gezeichnet ist. Man hat oft die an Pilzfruchtkörpern vorkommenden Flüssigkeitstropfen ohne weiteres als „Tau“ bezeichnet. Daß es sich hier um eine wirkliche Ausscheidung aus den Haaren handelt, ergibt sich zwar schon aus der konstanten Endständigkeit dieser Tropfen; überdies ist die Flüssigkeit kein reines Wasser, was sich leicht beim Eintrocknen eines solchen

Tropfens auf einem Deckgläschen erkennen läßt: es verbleibt ein Rückstand, der bei mikroskopischer Betrachtung im Anblick einem auf Glas eingetrockneten Tropfen einer dünnen Lösung von arabischem Gummi gleicht. Von der Beschaffenheit dieser gelösten Substanz soll jedoch erst später gesprochen werden.

Wenn man ein solches Haar, etwa an einem Längsschnitt durch den Hut, in Wasser untersucht, so zeigt es die in Figur 4 wiedergegebene Gestalt. An dem einzelligen, lang flaschenförmigen Körper des Haares lassen sich leicht ein basaler, oft fast kugelförmiger Bauchteil und ein zylindrischer, meist gerader Halsteil unterscheiden. Der Halsteil ist am oberen Ende abgerundet, die Membran des Haares allseits geschlossen. An einer meist engbegrenzten Stelle des Bauchteils, dem Haarende annähernd gegenüberliegend, ist das Haar einer schmalen Hyphe angegliedert, deren Durchmesser hinter der Dicke des Halsteils oft beträchtlich zurückbleibt. (Vgl. auch Fig. 10, 11.) Im Innern des lebenden Haares bemerkt man einen farblosen Protoplasmakörper, der im Bauchteile einen dünnen, kaum wahrnehmbaren Belag, im Halsteile aber, besonders an seinem oberen Ende, einen kräftigen, oft stark lichtbrechenden Pfropfen bildet. Das Protoplasma erscheint bei noch vollkommen funktionierenden Haaren glashell oder sehr fein punktiert und enthält eine größere oder geringere Zahl kleiner Vakuolen; Zellkerne lassen sich an dem lebenden Objekte nicht erkennen. Die Länge der wasserabsondernden Haare des Fruchtkörperstiels beträgt 50—120 (im Mittel etwa 80) μ; die Haare des Hutes sind meist etwas länger (bis zu 170 μ). Der Halsteil besitzt eine Dicke von 7—10 μ,

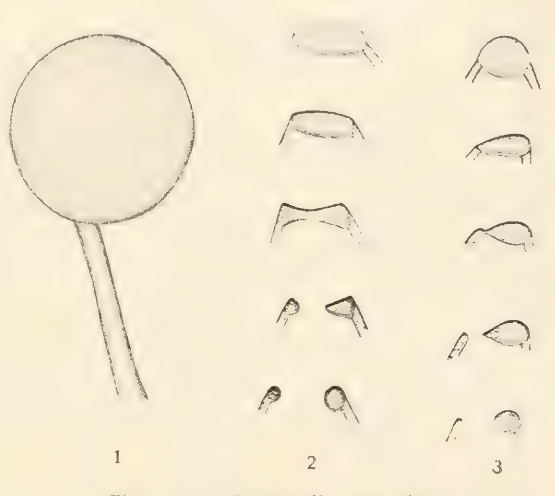


Fig. 1—3. *Psathyrella disseminata.* Flüssigkeitsabsonderung der Hydathoden. Verdunstung des Wassers aus einem von zwei Hydathoden getragenen Schleimtropfen. Vergr. ca. 300 (Fig. 1) und 200 (Fig. 2, 3).

während die Dicke des Bauchteils etwa das Doppelte (15—20 μ) ausmacht.

Man muß nun darnach fragen, ob an dem Ende des Haares, das bei hinreichend großer Luftfeuchtigkeit die ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen trägt, besondere Einrichtungen vorhanden sind, die mit dieser so auffallend streng lokalisierten Flüssigkeitsabgabe in Zusammenhang gebracht werden können. Bei der

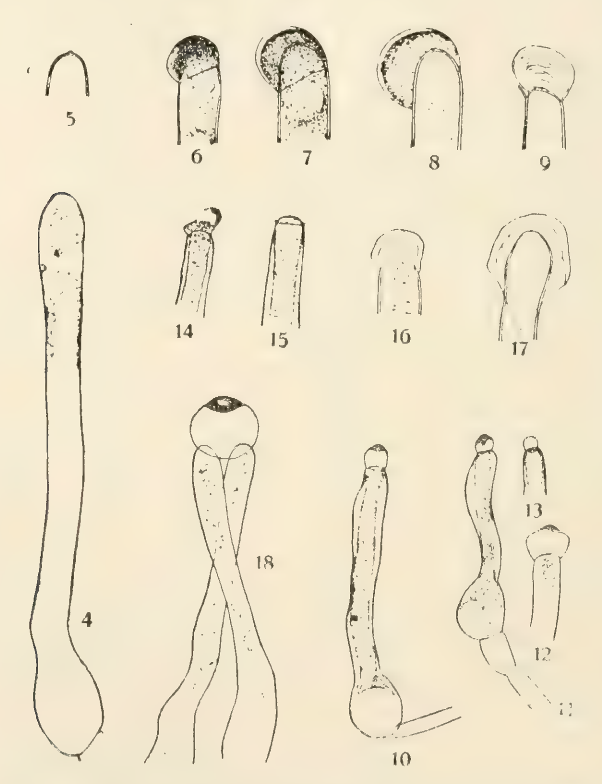


Fig. 4—18. *Psathyrella disseminata.* Bau der Hydathoden. Vergr. ca. 400 und 600 (Fig. 5, 9).

Untersuchung in Wasser läßt sich an den Haaren keine derartige Einrichtung erkennen. Auch mir war das Vorhandensein solcher Einrichtungen zunächst deshalb entgangen, weil ich anfangs nur lebendes Material in Wasser untersucht hatte. Als ich aber Alkoholmaterial zur Untersuchung verwendete, zeigte sich, daß den Enden zahlreicher Haare der Fruchtkörper eigenartige Kappen

oder Blasen aufsitzen (Fig. 6—17). Diese Kappen sind jedoch nicht etwa halbkugelige Ausstülpungen der Membran des Haarendes, denn man kann auch schon an dem noch nicht weiter behandelten Alkoholmaterial eine deutliche Grenze (Scheidewand) zwischen der Kappe und dem Haarende nachweisen. Figur 6 und 7 zeigt dies an einem Haare der Hutoberfläche eines jüngeren Fruchtkörpers. Die Kappe selbst erscheint bei diesem Material in ähnlicher Weise, wie der obere Halsteil von einem körnigen Inhalte erfüllt. Wenn auch der Inhalt der Kappe und des oberen Halsteils zunächst eine gleiche äußere Beschaffenheit zeigt, so zeigt sich doch sogleich ein bedeutender Unterschied, wenn man das in Alkohol gehärtete Objekt in eine gesättigte Chloralhydratlösung überträgt: es verschwindet der im oberen Halsteil befindliche körnige Inhalt (ausgefälltes Protoplasma) bis auf eine ganz feine, kaum sichtbare Punktierung, die Kappe vergrößert sich ein wenig, wobei jedoch der Inhalt stark körnig bleibt, wenngleich er sich ein wenig aufhellt. An einem solchen Präparate läßt sich nun sehr deutlich erkennen, daß die Kappe nach allen Seiten scharf abgegrenzt ist (Fig. 8). Zwischen Kappe und Haarhals ist nun sehr schön eine vollständig geschlossene Scheidewand zu sehen, deren Dicke der Wandstärke des Halsteils gleichkommt. An manchen Haaren des Alkoholmaterials sieht man deutlich, daß dem Haarende statt einer solchen Kappe eine glatte oder mehr oder weniger faltige Blase aufsitzt, ohne daß in ihrem Innern viel von einem körnigen Niederschlag zu sehen wäre. Oft bemerkt man an diesen Blasen auch Risse, oder die Blase ist überhaupt größtenteils vom Haarende losgetrennt. (Hierzu Fig. 10—17.) Manchmal sieht man auch am oberen Haarende eine schmale, kragenförmige Ringleiste, die den letzten Rest einer vollständig losgetrennten Blase darstellt (Fig. 15). Die Haut dieser Blase verhält sich gegen Lösungsmittel (wenigstens bei genügend altem Alkoholmaterial!) wie die Membran des Haarkörpers. Die Körnchen des Kappeninhaltes sind in Mineralsäuren teilweise löslich; sie dürften zum Teil aus Ca-Oxalat bestehen.

Um sowohl die Haut, als auch den Inhalt der Blase (oder Kappe) richtig zu deuten, muß zuerst die Entwicklung dieser Gebilde aufgeklärt werden. Man findet zunächst an manchen Haaren (Alkoholmaterial junger Fruchtkörper) eine streng terminale kleine Wandverdickung von linsenförmiger Gestalt (Fig. 5). Von diesen Verdickungen bis zu den früher erwähnten Kappen oder Blasen

findet man nun alle Übergänge (Fig. 5, 12, 13). Daraus kann man schließen, daß die genannten Gebilde des Haarendes aus einem Teile der äußeren Membranpartie entstehen. Daß es sich hier um ein Umwandlungsprodukt der Zellwand handelt, kann man auch daraus ersehen, daß der Inhalt der Blase mitunter eine deutliche Schichtung erkennen läßt. Einen solchen Fall zeigt Figur 9. Hier sieht man umgeben von der relativ derben Haut der Blase einen glashellen, geschichteten Inhalt; die Schichtung verläuft parallel zur Scheidewand, welche die Blase vom Halsteil des Haares trennt. Dieser Befund läßt darauf schließen, daß diese geschichtete Masse von der erwähnten Scheidewand abstammt, da auch in anderen Fällen, wo bei höheren Pflanzen Membranschleime vorkommen, diese Schleime häufig eine zur ursprünglichen Membran parallele Schichtung aufweisen. Wenn auch der Nachweis der Herkunft dieser Gebilde bei den Haaren von *Psathyrella disseminata* nicht lückenlos gezeigt werden kann, so läßt sich doch auch daraus mit Sicherheit auf die angegebene Herkunft schließen, daß viele Haare gleicher Funktion (die Cystiden, vgl. S. 476, 482) noch viel deutlicher erkennen lassen, daß die Kappen aus einer Verschleimung des Haarendes entstehen. Auch die chemische Beschaffenheit der an den Haaren von *Ps. disseminata* ausgeschiedenen Tropfen spricht für diese Auffassung. Darüber wird auf Seite 466 dieser Arbeit noch ausführlicher gesprochen werden. Wenn nun diese Blasen und Kappen als Abkömmlinge der Zellwand aufzufassen sind, so muß noch untersucht werden, ob die einzelnen Teile dieser Gebilde mit ihrer Herkunft in Beziehung gebracht werden können oder ob man in ihnen Kunstprodukte zu sehen hat. An gutem Alkoholmaterial zeigen diese Blasen und Kappen stets eine scharf begrenzte Außenkontur. Manchmal besitzen sie eine dünne, scharf begrenzte Haut, ohne daß man im Innern irgend welchen Inhalt nachweisen kann. Es war nun zu untersuchen, ob diese scharfe Kontur und die Haut der Blase etwa der abgehobenen Kutikula mancher Drüsenhaare höherer Pflanzen gleichzustellen ist. Anfangs schien dieser Gedanke bestechend. Es war nur auffallend, daß von dieser Haut an dem in Wasser befindlichen frischen Material niemals eine Spur zu sehen war. Wenn sie einer Kutikula entspräche, wäre nicht verständlich, daß sie in Wasser sich sogleich lösen sollte, obwohl sie im ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen nicht löslich war, was doch durch den Befund am Alkoholmaterial sichergestellt zu sein schien. Man sieht häufig, daß die Tropfen

zweier benachbarter Haare zu einem einheitlichen Tropfen zusammenfließen, der dann von zwei Haarschäften getragen wird. Was geschieht nun mit der erwähnten Haut der Blase, wenn sich zwei Tropfen vereinigen? Da müßte man dann doch zwei, wenn auch verletzte Häute, am Alkoholmaterial feststellen können. Ich habe nun solche Doppeltropfen an gutem Alkoholmaterial untersucht und dabei gefunden, daß die Haut der Tropfen immer einheitlich ist und keine Spur einer Vereinigung aus zwei Häuten erkennen läßt. Ein solcher recht charakteristischer Fall ist in Figur 18 gezeichnet. Die Blase zeigt hier an dem den Haarenden abgekehrten Teile eine linsenförmige Verdickung, die einen vakuolenartigen Hohlraum enthält. Dieser Fall läßt nur die Annahme zu, daß die Blase ein Kunstprodukt darstellt.

Um das Zustandekommen dieser Blasen zu erklären, mußte erst die Beschaffenheit der an den Haarenden ausgeschiedenen Tropfen ohne vorherige Einwirkung von Reagentien untersucht werden. Ich habe zu diesem Zwecke die von lebhaft funktionierenden Haaren ausgeschiedenen Tropfen auf trockene Deckgläser gebracht und hier eintrocknen lassen. Der eingetrocknete Tropfen ist vollständig farblos, glatt und homogen und zeigt einen etwas dickeren Rand. An einigen Tropfen habe ich nun, bevor sie auf dem Deckglas gänzlich vertrocknet waren, mit einer Nadel Risse in der Substanz angebracht; diese Risse habe ich unter gleichzeitiger mikroskopischer Kontrolle ausgeführt und aus ihrem Verhalten gefunden, daß die Tropfen kurz vor dem Eintrocknen eine gelatinöse Beschaffenheit besitzen. Es ist also in diesen Tropfen ein Kolloid enthalten. Die auf dem Deckglase angetrockneten Tropfen werden bei Wasserzusatz sogleich gelöst. In Alkohol ist das Kolloid dieser Tropfen unlöslich. Aus einer wässerigen Lösung wird es durch Alkohol wieder ausgefällt. Diese Substanz erinnert vielfach an die als „Pilzschleime“ bezeichneten Substanzen. Allerdings ist über diese Substanzen in chemischer Hinsicht fast nichts bekannt (vgl. Zöllner, Chemie der höheren Pilze, S. 118f.). Ich will deshalb das gelöste Kolloid vorläufig mit dem nicht viel besagenden Ausdruck „Schleim“ bezeichnen; seiner Herkunft nach muß es dann als „Membranschleim“ bezeichnet werden. Hinsichtlich des Entstehens der Blasen bin ich zu folgender Auffassung gelangt. Nimmt man an, es sei ein an einem Haare befindlicher Schleimtropfen durch die Verdunstung ziemlich dickflüssig geworden, und bringt man dieses

Haar mit dem daran haftenden Tropfen in 96% Alkohol, so muß sich infolge des soeben geschilderten Verhaltens sogleich an der Oberfläche des Tropfens eine Niederschlagsmembran bilden. Der Alkohol dringt durch diese Niederschlagsmembran weiter nach innen vor und schlägt auch den übrigen Schleim nieder; unterdessen hat er auch den lebenden Plasmakörper des Haares getötet, der Zellsaft tritt an der allein durchlässigen apikalen Wandpartie des Haares aus und hebt (je nach der Größe des vorhandenen Turgors) die durch den Alkohol entwässerte Schleimkappe in mehr oder weniger blasenförmiger Gestalt vom Haarende ab. Auf diese Weise läßt sich auch ganz ungezwungen erklären, daß die von zwei benachbarten Haaren getragenen gemeinsamen Tropfen am Alkoholmaterial eine einheitliche Blase bilden. Auch der Umstand, daß an diesen Blasen häufig eine dem Haarende gegenüber liegende Schleimansammlung von linsenförmiger Gestalt (Fig. 10, 12) vorhanden ist, läßt sich auf diese Weise leicht verstehen. Die vakuolenartigen Hohlräume im Innern der linsenförmigen Schleimanhäufungen dürften in der Weise entstehen, daß zunächst an mehreren Punkten der durchlässigen Membranpartie der Zellsaft hervorquillt, daß aber beim Nachlassen des Druckes das weitere Ausströmen sich dann nur mehr auf einen Punkt beschränkt, und dadurch eine der Blasen an Größe besonders überwiegt (Fig. 11, 18). Nach dieser Auffassung wird nun einerseits verständlich, daß an frischen, in Wasser untersuchten Haaren keine Spur einer solchen Kappe oder Blase nachweisbar ist; andrerseits lassen sich dadurch leicht die verschiedenen Formen der Kappen und Blasen erklären, die ich am Alkoholmaterial beobachtet habe. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß in dem Schleime Tröpfchen einer in Alkohol löslichen Substanz vorhanden sind, wenngleich ich solche bis jetzt bei dieser Art noch nicht beobachtet habe. (Wohl aber fand ich alkohollösliche Tröpfchen im Schleime der Hydathoden von *Coprinus radiatus*, vgl. S. 471.) Wenn nun beim Verdunsten des im Schleim vorhandenen Wassers das Volumen des Tropfens so sehr abnimmt, daß die Tröpfchen der in Alkohol löslichen Substanz zu einem gemeinsamen kugeligen Gebilde sich vereinigen, so müßte beim Einbringen des Haares in Alkohol an der Stelle der vom Schleim umschlossenen alkohollöslichen Substanz ein Hohlraum, also eine aus gehärtetem Schleim bestehende Blase sich bilden. Welche der beiden Erklärungsweisen die zutreffende ist, müssen spätere Untersuchungen entscheiden. Die beobachteten Tatsachen

sprechen also nicht dafür, daß bei der Verschleimung der Membran des Haarendes ein unverändertes, einer Kutikula entsprechendes „Außenhäutchen“ abgehoben wird; man muß vielmehr annehmen, daß mit dem ausgeschiedenen Wasser eine Substanz, vielleicht ein Enzym, mitausgeschieden wird, die von außen her ein allmähliches Verschleimen der Membran bewirkt. Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, ja sogar wahrscheinlich, daß an der Austrittsstelle der Flüssigkeit die Membran des Haares schon vorher von innen her in bestimmter Weise chemisch verändert und damit für den leichten Flüssigkeitsdurchtritt und die zentripetale Verschleimung geeignet gemacht wird.

Wenn die an den Haaren befindlichen Tropfen die in Figur 1 gezeichnete Größe erreichen, besitzen sie eine dünnflüssige Beschaffenheit. Ich konnte feststellen, daß beim Verdunsten des in den Tropfen enthaltenen Wassers die Tropfen allmählich ziemlich dickflüssig werden. Dies kann man am leichtesten erkennen, wenn man einen von zwei Haaren getragenen kugeligen Tropfen, der sich in trockener Luft befindet, bei hinreichend starker Vergrößerung betrachtet. Zu diesem Zwecke braucht man nur einen lebhaft funktionierenden jüngeren Fruchtkörper aus dem feuchten Raum (Aufbewahrungsgefäß) ohne weitere Vorbereitung auf einen Objektträger zu legen und sein Längsprofil nach solchen „Doppeltropfen“ zu durchsuchen. Die Verdunstung erfolgt in freier Luft ziemlich rasch. Die beim Verdunsten auftretende fortschreitende Formveränderung eines solchen Tropfens ist in Figur 2 dargestellt. Der ursprünglich kugelige Tropfen nimmt nach und nach eine tonnenförmige Gestalt an, die schließlich in eine Zylinder- und Sanduhrform übergeht, um dann plötzlich an der dünnsten Stelle durchzureißen. Gleich nach dem Durchreißen kann man die beiden Teilstücke noch einige Sekunden in ihrer konischen Gestalt sehen; bald nehmen sie jedoch Eiform und endlich Halbkugelform an. Bei allen diesen Veränderungen sieht man, daß die Oberfläche des Tropfens vollständig glatt und glänzend bleibt. Ein solcher Doppeltropfen kann aber auch in der Weise zerreißen, daß an einem der beiden Haare fast nichts davon zurückbleibt oder sich glatt von einem der beiden Haarenden ablösen (Fig. 3). Bei diesen Vorgängen kann man sehen, daß der Schleim recht gut an den Haarenden haftet, was für die im allgemeinen Teil dieser Arbeit versuchte Erklärung der ökologischen Bedeutung dieser Schleimbildung wichtig ist.

Der Schleim ist, wie erwähnt, in frischem Zustande in Wasser leicht löslich. Bei längerem Liegen in 96 % Alkohol verliert er diese Löslichkeit vollständig und wird auch gegen Mineralsäuren und Alkalien sehr widerstandsfähig, so daß er in dieser Hinsicht dem Pilzchitin nahekommt. An jungen Fruchtkörpern, die über ein Jahr in Alkohol sich befanden, wurden die Schleimkappen der Haare selbst durch ein einmaliges Aufkochen in konzentrierter Salzsäure nicht wesentlich verändert. Bei öfterem Aufkochen lösten sich die Kappen nach und nach in gleicher Weise wie die Zellmembran. Kalte Salpetersäure hellte die Haare sehr schön auf, doch trat keine Lösung der in Alkohol gehärteten Kappen ein. Beim Erhitzen löste sich allmählich das ganze Objekt. In kalter, konzentrierter Schwefelsäure trat selbst nach 15 Stunden keine sichtbare Veränderung der Kappen ein. Heiße Schwefelsäure wirkte wie heiße Salpetersäure.

Leider gelang es mir nicht, diese gehärteten Schleimkappen erfolgreich auf Chitin zu untersuchen; es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß durch das lange Liegen in starkem Alkohol, der wahrscheinlich aus dem Pilzchitin entstandene Schleim allmählich wieder eine dem Chitin ähnliche physikalisch-chemische Beschaffenheit annimmt.

2. *Coprinus ephemerus* Fr.

Die wasserabsondernden Haare der Fruchtkörper von *Coprinus ephemerus* (vgl. Anm. S. 471), den ich auf Pferdemist kultivierte, stehen hinsichtlich ihres Baues den Trichomhydathoden von *Psathyrella disseminata* sehr nahe.

Den Ausgangspunkt der Betrachtung sollen auch hier wieder jüngere Fruchtkörper bilden, die sich noch im Stadium vor der Sporenaussaat befinden. Sowohl auf der Hutoberfläche, als auch am Stiele des Fruchtkörpers stehen in lockerer Anordnung zahlreiche Haare, die in feuchter Luft bei genügender Wasserversorgung an ihren Enden relativ große, kugelige Flüssigkeitsstropfen tragen. In Figur 3 der Tafel VI ist eine mikrophotographische Silhouette eines jungen, ca. 5 mm langen Fruchtkörpers wiedergegeben. Der Hut des Fruchtkörpers ist noch eiförmig; die schollenartig in seiner Kontur aufragenden Teile sind die Stücke der bereits gesprengten Volva, die in diesem Stadium ähnlich wie bei einem reifen *Amanita*-Fruchtkörper als unregelmäßige Bruchstücke auf der Hutoberfläche haften. Sowohl die Reste der Volva als auch die nunmehr frei-

liegenden Teile der Hutoberfläche tragen wasserabsondernde Haare, die jedoch in diesem Bilde nicht gut sichtbar sind. Besonders schön zeigt dagegen das Bild die Hydathoden des Fruchtkörperstiels. An der unteren Flanke des etwas schräg orientierten Stiels tragen die zarten, gerade abstehenden Haare deutlich erkennbare Flüssigkeitstropfen, während an der oberen Stielflanke die Haare unregelmäßig verbogen erscheinen und keine Ausscheidungen erkennen lassen. Die photographische Aufnahme wurde in ähnlicher Weise ausgeführt, wie ich es für *Psathyrella disseminata* auf Seite 457 angegeben habe. Auch im vorliegenden Falle sind die ausgeschiedenen Tropfen nur dort erhalten geblieben, wo sie sich

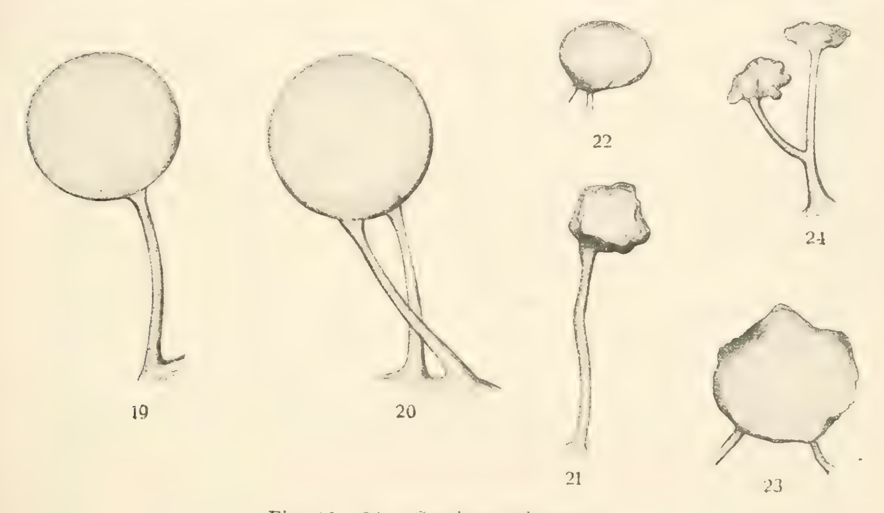


Fig. 19—24. *Coprinus ephemerus.*
Schleimtropfen der Hydathoden in dünnflüssigem Zustande und beim Vertrocknen.
Vergr. ca. 300.

in nächster Nähe des feuchten Substrates (Pferdemist) befanden; an der oberen, in trockenerer Luft befindlichen Flanke sind die Tropfen verdampft und die Haare infolge ihres zarten Baues verwelkt. Dieses Verdunsten der Tropfen erfolgt sehr rasch, ja fast augenblicklich, wenn man das Objekt aus der feuchten Luft des Kulturgefäßes in die trockene Zimmerluft überträgt. In der feuchten Luft der Kulturgläser erreichen die ausgeschiedenen Tropfen eine im Verhältnis zur Dicke des Haarschaftes ganz bedeutende Größe, so daß der Durchmesser einer solchen Flüssigkeitskugel das Zehn- bis Fünfzehnfache der mittleren Dicke des Haarschaftes erreichen

kann. Solche Tropfen sind in den Figuren 19 und 20 dargestellt. Figur 4 der Tafel VI zeigt den Anblick, den ein Stiel eines älteren Fruchtkörpers gewährt, solange er sich innerhalb eines Kulturgefäßes (also vor rascher Verdunstung geschützt) befindet. Die teilweise vorhandene Unschärfe des Bildes ergibt sich daraus, daß die photographische Aufnahme durch die zum Teil mit Wassertröpfchen beschlagene Wand des Kulturglases hindurch gemacht werden mußte; wäre die Aufnahme in freier Luft versucht worden, so wären die Tropfen längst verdampft und die Haare verschrumpft gewesen, ehe noch die optische Einstellung des Objektes beendet gewesen wäre.

Die Haare des Hutes von *Coprinus ephemerus* sind in ihrer Gestalt den Trichomhydathoden von *Psathyrella disseminata* sehr ähnlich. Auch hier kann man einen eiförmigen Bauchteil und einen schlanken, geraden oder ein wenig gebogenen Halsteil des Haares unterscheiden. Das Haarende bildet jedoch bei der vorliegenden Art einen eigenen, deutlich erkennbaren Abschnitt von verkehrt eiförmiger Gestalt. Der Durchmesser dieser apikalen Anschwellung beträgt das Doppelte bis Mehrfache des Halsdurchmessers, so daß das erweiterte Haarende in seinen Dimensionen oft dem Bauchteile fast gleichkommt (Fig. 25 u. 30). Am basalen Ende sitzt der Bauchteil einer schmäleren, entweder oberflächlich oder gegen das Innere des Fruchtkörpers verlaufenden Hyphe auf. Halsteil und Bauchteil enthalten wenig Protoplasma, dagegen ist das verbreiterte Haarende reichlich von Plasma erfüllt und enthält meist mehrere große oder auch kleinere Vakuolen. Auch diese Haare sind einzellige Organe mit unverdickter Zellmembran. Die Länge der Trichomhydathoden des Hutes beträgt ca. 60—130 μ, der Durchmesser des Basalteils 15—20 μ, die Dicke des Halsteils an der dünnsten Stelle etwa 4—6 μ.

Von der soeben beschriebenen Gestalt weichen die wasserabsondernden Haare des Fruchtkörperstiels vielfach ab; die dem Ende eines Hyphenfadens aufsitzenden einzelligen Haare sind hier meistens verzweigt, wobei einem gemeinsamen Bauchteile oft mehrere Halsteile aufsitzen oder direkt an einem Halsteile noch eine seitliche Verzweigung auftritt. Die Haarenden stimmen jedoch vollständig mit dem bei den Haaren des Hutes geschilderten Verhalten überein. Durch die verschiedene Art der Verzweigung erhalten die Haare des Stieles eine ziemliche Mannigfaltigkeit hinsichtlich ihrer Gestalt. Die Figuren 26, 27, 28 und 31 geben solche verschiedene

Haarformen wieder, wobei jedoch keines der gezeichneten Haare sich prinzipiell von den anderen unterscheidet. Vielfach besitzt hier der Bauchteil eine mehr zylindrische Gestalt, wobei dann mehrere Halsteile seitlich eingefügt erscheinen (Fig. 26). Oft sind jedoch auch mehrere einhalsige Haare kettenförmig aneinandergereiht, wie dies in Figur 29 dargestellt ist. Hinsichtlich der Größe der einzelnen Teile, sowie der Beschaffenheit des plasmatischen Inhaltes stimmen

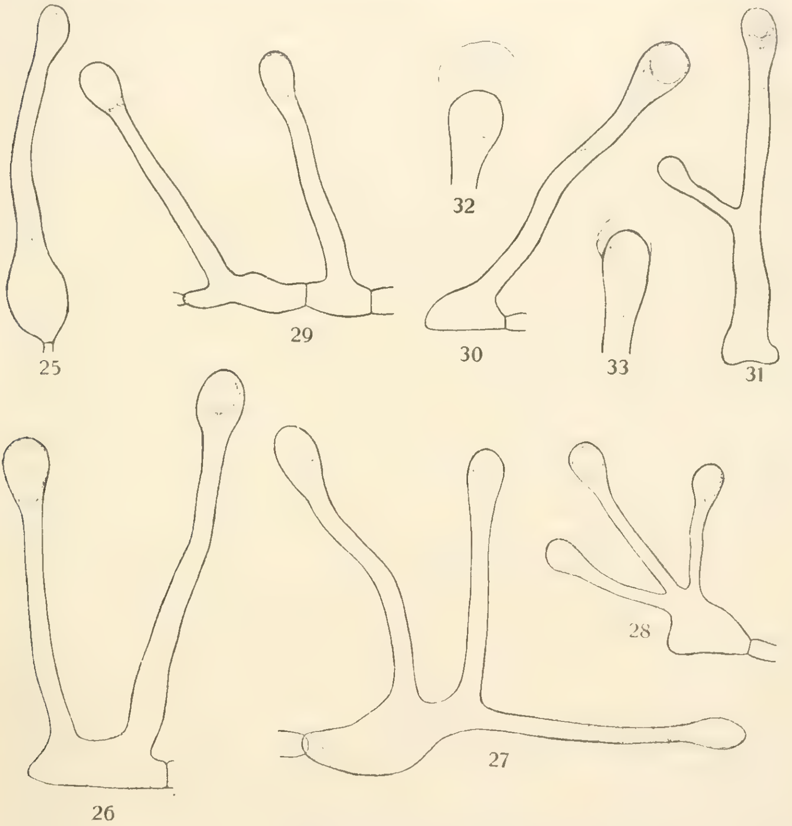


Fig. 25—33. *Coprinus ephemerus.* Bau der Hydathoden. Vergr. ca. 500.

die Haare des Fruchtkörperstiels mit den Haaren der Hutoberfläche überein. Nach den soeben mitgeteilten Tatsachen liegt demnach der Unterschied zwischen den Haaren der Hutregion und der Stielregion nur in dem Auftreten von Verzweigungen bei den Haaren des Stiels, während die Haare des Hutes, soweit ich sie untersucht habe, stets unverzweigt waren.

Wenn man einen Fruchtkörper von *Coprinus ephemerus*, der lebhafte Wasserausscheidung zeigt, rasch aus dem Kulturgefäße auf einen mit Wasser benetzten Objektträger bringt und dann die Flüssigkeitstropfen der Haarenden des Fruchtkörperstiels bei schwacher Vergrößerung betrachtet, so zeigen die Tropfen der Haare, die dem befeuchteten Objektträger am nächsten liegen, eine glatte, glänzende Kugeloberfläche (Fig. 19). Vielfach haben sich auch die Tropfen zweier benachbarter Haarhälse miteinander vereinigt, so daß dann ein Tropfen von zwei Haarenden festgehalten wird (Fig. 20), wobei auch hier die Oberfläche des Tropfens vollständig glatt und glänzend erscheint. Die Tropfen sind in diesem Zustande vollständig klar und lassen keine suspendierten Teile, wie Körnchen oder Tröpfchen verschiedener Substanzen erkennen. Wenn beim allmählichen Verdunsten des auf dem Objektträger befindlichen Wassers die den Fruchtkörper umgebende Luft nach und nach immer trockener wird, so verdunsten auch langsam die an den Haarenden ausgeschiedenen Tropfen; dabei zeigt sich, daß bei diesem Prozesse die Tropfen nicht etwa unter Beibehaltung der Kugelgestalt immer kleiner werden und schließlich verschwinden, sondern man sieht sehr bald, daß sich die eben noch glatte Oberfläche des Tropfens zu runzeln beginnt und daß dabei der Tropfen eine unregelmäßig-höckerige Oberfläche bekommt. Bei weiterschreitender Verdunstung verschrumpft der Rest des Tropfens immer mehr, bis schließlich dem Haarende nur mehr eine kleine, ganz unregelmäßig geformte und oft vielfach gelappte Masse aufsitzt. Diese Erscheinung ist in den Figuren 21—24 dargestellt. Ein solcher Tropfen zeigt demnach alle Erscheinungen eines Gebildes, das von einer Haut umgeben ist, die bei Wasserverlust sich nur wenig zusammenzuziehen vermag und sich deshalb in Falten legt. Ist ein vollständig runder, glänzender Tropfen, wie er etwa in Figur 19 dargestellt ist, auch bereits von einer Haut umgeben oder entsteht diese Haut erst, wenn sich die Flüssigkeit des Tropfens beim Verdunsten des Wassers konzentriert? Wenn man solche Haare im Wasser untersucht, so kann man keine Spur von einer derartigen Haut an den Haarenden entdecken: die Membran der Haarenden ist vollständig glatt, wie dies in den verschiedenen Figuren, z. B. 25, 26, 27 zum Ausdruck gebracht ist. Auch bei der Untersuchung in Alkohol zeigen die meisten Haarenden kein anderes Aussehen. Doch gelang es mir, in einigen wenigen Fällen bei Haaren, deren Tropfen ich vor dem Einlegen in Alkohol an der Luft vertrocknen

ließ, bei der Untersuchung in Alkohol Schleimreste, sowie Teile eines äußerst zarten Häutchens nachzuweisen (Fig. 32, 33). Auch beim Eintrocknen auf dem Deckgläschen zeigen die Tropfen im Gegensatz zu *Psathyrella disseminata* (vgl. S. 463) eine Runzelung ihrer Oberfläche. Ob hier schon von Anfang an ein Teil der Membran des Haarendes sich blasig abhebt oder ob diese Runzelung der Oberfläche des eintrocknenden Tropfens nur von einer bestimmten Beschaffenheit des gebildeten Membranschleims herrührt, konnte ich noch nicht entscheiden.

3. *Coprinus radiatus* (Bolt.) Fr.

Auch die Fruchtkörper von *Coprinus radiatus*[1]) habe ich aus Pferdemistkulturen erhalten. Die Hutoberfläche und der Stiel des Fruchtkörpers dieser Art ist gleichmäßig mit geraden, stets unverzweigten Trichomhydathoden besetzt (vgl. Mikrophotographie 5 der Tafel VI). An jungen Fruchtkörpern stehen diese Haare ziemlich eng beisammen. Für diese Spezies ist die Art der Flüssigkeitsabsonderung besonders charakteristisch: an den größeren Haaren der Fruchtkörper bemerkt man zunächst in feuchter Luft bei genügender Wasserzufuhr je einen großen, endständigen Flüssigkeitstropfen, darunter aber in einem kurzen Abstande meistens noch einen Kranz von kleineren, scharf voneinander gesonderten Tröpfchen. Manche Haare tragen nur einen größeren Endtropfen, da bei geringerem Feuchtigkeitsgehalt der Luft die unteren Tröpfchen wegen ihrer Kleinheit schneller verdunsten (Fig. 34—36). Die ausgeschiedenen Tropfen enthielten öfters noch kleinere gelbliche Tröpfchen oder Kügelchen von ölartigem Aussehen, die sich in lebhafter Molekularbewegung befanden. Solche stark lichtbrechenden Substanzen fand ich manchmal auch noch bei der Untersuchung in Wasser an der Membran des Haarendes; sie waren in kaltem Alkohol löslich und dürften wohl



Fig. 34—36. *Coprinus radiatus*. Flüssigkeitsabsonderung der Hydathoden. Vergr. ca. 300.

1) Mit dieser Art sind nach G. Bresadola (briefl. Mitteilung) die von Brefeld (1877, S. 109 ff.) als *C. ephemerus* beschriebenen Exemplare identisch.

harzähnlicher Natur sein, wie das Exkret der Cystiden von *Collybia esculenta* (vgl. S. 482).

In ihrem Bau weichen die Trichomhydathoden von *C. radiatus* nur wenig von den gleichen Organen des *C. ephemerus* ab. Die ausgewachsenen Haare (Fig. 37, 38 vom Fruchtkörperstiel, Fig. 42 vom Hut) haben meistens den Bauchteil nur wenig deutlich ausgebildet. Am besten ist der Bauchteil noch bei den Haaren des Hutes ausgeprägt. Der Kopfteil des Haares, der bei *C. ephemerus* immer stark verbreitert ist, zeigt sich hier nur selten angedeutet (Fig. 42). Jüngere Haare besitzen die in Figur 39—41 wiedergegebene Gestalt. Die Haare erreichen eine Länge von 90 μ. Während die Haare des Fruchtkörperstiels von *C. ephemerus* sehr häufig verzweigt sind, fand ich bei *C. radiatus* nur ein einziges Mal ein gegabeltes Haarende.

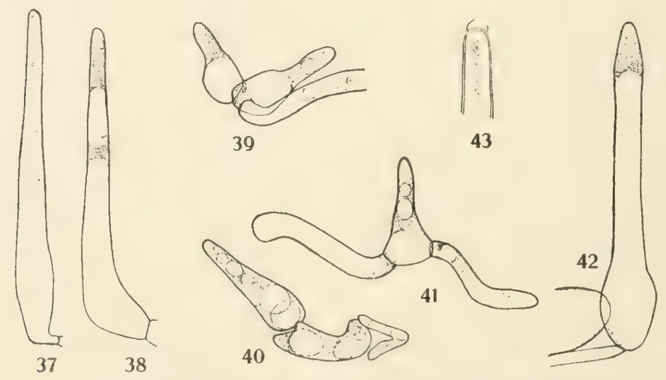


Fig. 37—43. *Coprinus radiatus*. Bau der Hydathoden. Vergr. ca. 550 (37, 38, 42, 43) und 450 (39—41).

Die Zellwand ist unverdickt; dem Haarende anhaftende Schleimreste konnte ich nur am Alkoholmaterial nachweisen (Fig. 43). An der Stelle des Auftretens der kleineren, kranzförmig angeordneten Tröpfchen sieht man an der Wand der in Alkohol konservierten Haare öfters kleine Knötchen und Ausbiegungen, die auf streng lokalisierte Verschleimungen der betreffenden Wandpartie hinweisen.

Die wasserabsondernden Haare enthalten reichlich Protoplasma mit größeren und kleineren Vakuolen, im oberen Teil des Haarhalses ist das Protoplasma meist dichter gelagert und ärmer an Vakuolen. Junge Haare (Fig. 39—41) sind besonders plasmareich.

Der Bauchteil des Haares hängt auch hier an einer engumschriebenen Stelle mit einem Hyphenaste zusammen. Dabei

kann ein solches Haar dann entweder den Abschluß eines Zellfadens bilden (Fig. 40, 42) oder in dessen Verlauf eingeschaltet sein (Fig. 41). Vielfach hängen mehrere Haare unmittelbar mit den Bauchteilen zusammen (Fig. 39) oder sie entspringen dicht nebeneinander an einer Hyphe, so daß die Haare dann in Büscheln stehen, wobei die von den einzelnen Haaren ausgeschiedenen Tropfen oft in einen einzigen großen Tropfen zusammenfließen, der nun von mehreren Halsteilen getragen wird.

4. *Psathyrella gracilis* (Fr.) Quél.

Die zur Untersuchung verwendeten Exemplare stammten aus dem Grazer botanischen Garten. Ich führe diese Art hier an, weil sie an der Fläche und am Rande der Hymenophore Cystiden trägt, die sich sehr eng an die bis jetzt geschilderten unverzweigten Trichomhydathoden anschließen.

An dünnen Querschnitten durch die Lamellen des Hutes läßt sich bei der Untersuchung in Wasser leicht das Vorhandensein der zarten, relativ langgestreckten Cystiden nachweisen. In Figur 44 ist eine solche Cystide mit den benachbarten Hymenialelementen dargestellt. Es lassen sich an ihr drei Teile unterscheiden: ein Fußteil, der keilförmig zwischen den Zellen des Hymeniums eingeklemmt ist und sich nach rückwärts mit einer schmalen Querwand an eine Hyphe des Lamellengewebes anschließt, ein im Niveau der Sporen befindlicher Bauchteil, in welchem das Organ seine größte Breite aufweist, und endlich der Halsteil, das ist der über dem Bauchteile befindliche, allmählich ins Haarende verschmälerte Abschnitt der Cystide. Diese Organe sind im Vergleich zu anderen Cystiden als schlank zu bezeichnen, weil die Dicke des Bauchteils hier höchstens ein Siebentel der Gesamtlänge beträgt. Die Wand des Halsteils ist oft ziemlich gerade, so daß der obere Teil der Cystide oft sehr regelmäßig schmalkonisch erscheint. Die Cystiden erreichten bei den von mir untersuchten Exemplaren eine Länge von 70 μ, wobei der Halsteil etwa 30—37 μ über das Niveau der entwickelten Sporen emporragte.

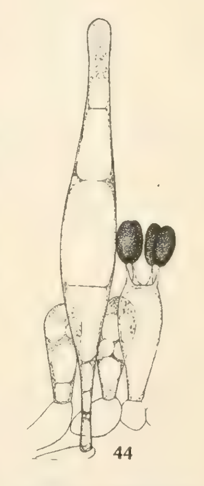


Fig. 44. *Psathyrella gracilis.* Hydathode (Cystide) mit benachbarten Hymenialelementen. Vergr. ca. 800.

An der relativ zarten Membran der Cystide lassen sich bei der Untersuchung in Wasser keine besonderen Einrichtungen erkennen. Die Membran ist überall nahezu gleich dick und farblos. An sehr frischem Material enthalten die Cystiden einen deutlich sichtbaren Protoplasmakörper mit zahlreichen großen Vakuolen, deren quergestellte Trennungswände in Figur 44 eingezeichnet sind. Das Scheitelende enthält gewöhnlich einen dichteren, vakuolenarmen Protoplasmapfropf.

Bei den Cystiden von *Psathyrella gracilis* kommt die Hydathodenfunktion sehr klar zum Ausdruck, ohne daß an ihnen noch eine andere Funktion zu erkennen wäre. Ich sah die Wasserabsonderung sehr gut, wenn ich, ohne den Hut stark zu drücken, aus frischem Material dicke Querschnitte durch das Hymenium herstellte und in einem Wassertropfen unter Deckglas bei schwächerer Vergrößerung betrachtete. Bei dickeren Schnitten bleiben nach dem Übertragen in Wasser stets große Luftblasen zwischen den Lamellen haften. Wenn man solche Blasen genau durchsucht, findet man bei Cystiden, die mit ihrer Spitze in eine solche Blase hineinragen, sehr oft sofort die am Scheitel ausgeschiedenen Tropfen, häufig kann man auch den Beginn der Absonderung und das allmähliche Wachsen solcher Tropfen auf diese Weise direkt beobachten. Figur 45 zeigt eine Cystide der vorliegenden Art mit einem an ihrer Spitze ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen. Diese Figur ist im gleichen Maßstabe gezeichnet wie die Figuren 1 (S. 459), 19, 20 (S. 467), 34—36 (S. 471), um die auffallende Ähnlichkeit dieser Organe im Zustande ihrer Tätigkeit zu zeigen. Wenn ein solcher Flüssigkeitstropfen mit Wasser in Berührung kommt, mischt er sich sogleich mit diesem; am Cystidenende läßt sich dann keine Spur eines Schleimes erkennen. Bei der Untersuchung von Alkoholmaterial sieht man gewöhnlich auch nicht mehr, als bei den in Wasser befindlichen frischen Schnitten; in sehr seltenen Fällen konnte ich aber doch an dem Scheitel der Cystide spärliche Schleimreste nachweisen.



Fig. 45. *Psathyrella gracilis*. Hydathode (Cystide) mit großem Schleimtropfen. Vergr. ca. 300.

5. ***Psathyrella consimilis*** **Bres. et P. Harms.**

Die Fruchtkörper dieser Art habe ich wiederholt in einem Warmhause des Grazer botanischen Gartens gesammelt, wo sie früher häufig auf alten Holzstücken auftraten. Sowohl auf der Fläche, als auch an der Schneide der Hymeniallamellen findet man bei *Psathyrella consimilis* sehr viele Cystiden. Wenn man eine sorgfältig abgetrennte Lamelle mit einem Glimmerplättchen bedeckt und seitlich zur Feuchthaltung der darunter befindlichen Luft ein wenig Wasser zusetzt, so kann man sehr gut an den vom Wasser nicht benetzten Lamellenteilen, besonders am Lamellenrande die Cystiden bei stärkerer Vergrößerung in ihrer Tätigkeit beobachten. Jede Cystide trägt dann an ihrem freien Ende einen stark lichtbrechenden Tropfen, wie dies in Figur 46 und in der Mikrophotographie der Figur 6 der Tafel dargestellt ist. Oft wird

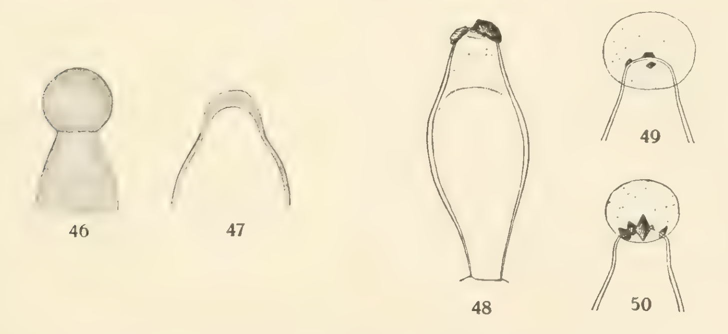


Fig. 46—50. *Psathyrella consimilis.* Cystiden. Vergr. ca. 1100.

man auch bei einzelnen Cystiden bei hinreichend langer Beobachtung deutlich eine allmähliche Größenzunahme des Tropfens wahrnehmen können.

Untersucht man dünne Lamellenquerschnitte in Wasser, so zeigen die Cystiden den in Figur 48 dargestellten Bau. Ihr Körper ist ziemlich gedrungen, Halsteil und Fußteil sind kurz und dick. Die Zellwand ist am Bauchteil deutlich verdickt und von sehr schwach gelblicher Farbe. Die Spitze einer jeden Cystide trägt eine dem Haarende aufsitzende Druse von Kalziumoxalatkristallen. Bei der Untersuchung der Organe in Luft sieht man diese Kristalle nicht, da sie von dem am Cystidenende ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen vollständig eingehüllt werden. Bei der Berührung mit Wasser mischt sich dieser Tropfen sogleich

mit diesem, so daß die Kristalle sofort klar sichtbar werden. Legt man die frischen Fruchtkörper für einige Zeit in absoluten Alkohol, so wird man bei der Untersuchung der aus diesem Material angefertigten Schnitte viele Kristalldrusen von einer vollständig glashellen Kugel umschlossen finden (Fig. 49 u. 50). An älterem Alkoholmaterial ist diese Kugel in Wasser unlöslich geworden. Aus diesen Löslichkeitsverhältnissen und der glashellen Beschaffenheit wird man auf eine Kolloidnatur der erwähnten Bildungen schließen müssen. Die Tatsache, daß man bei der Untersuchung von Alkoholmaterial oft nur wenige dieser Kappen findet, führe ich, wie bei den Haaren von *Psathyrella gracilis*, darauf zurück, daß bei lebhafter Wasserabgabe aus der Cystide und der dadurch bedingten starken Verdünnung der Kolloidlösung keine Abscheidung an Ort und Stelle („Fixierung“ dieser Substanz) erfolgen konnte, indem durch die im Alkohol entstehenden Strömungen die feinverteilten Niederschläge fortgerissen werden. An gutem Alkoholmaterial ist diese Kappe glashell, höchstens sehr fein punktiert und ganz scharf nach außen abgegrenzt; nach unten sitzt sie direkt der Membran des Cystidenendes auf und umschließt in einer ziemlich dicken Schichte die erwähnte Kristalldruse. Die beschriebene Kappe stimmt in ihrem Verhalten ganz mit den Schleimkappen der Trichomhydathoden von *Psathyrella disseminata* überein. Daß es sich auch bei den Cystiden von *Psathyrella consimilis* um einen Membranschleim handelt, geht daraus hervor, daß die Kappen nach langem Liegen in Alkohol ein ähnliches Verhalten gegen Mineralsäuren und Alkalien aufweisen, wie die Chitinmembran der Cystiden. Auch darin liegt eine vollständige Übereinstimmung mit den Befunden bei *Ps. disseminata.* Dazu kommt noch, daß man bei Cystiden von *Ps. consimilis*, welche die ursprüngliche Kappe durch Auflösung in Wasser verloren haben, an derjenigen Stelle des Cystidenendes, welche sonst die Kappe trägt, durch Einwirkung von bestimmten Reagenzien eine Verquellung (Verschleimung) der Cystidenmembran hervorrufen kann. So kann man nach Behandlung der Cystiden mit konzentrierter Schwefelsäure und darauffolgendem Auswaschen mit destilliertem Wasser die künstlich hervorgebrachte Verquellung des Cystidenendes leicht nach einer Färbung mit Chlorzinkjod beobachten. Die verschleimte Partie ist dann, wie die ganze übrige Zellwand, gelb gefärbt, zeigt jedoch einen undeutlichen Umriß, während an der darunter befindlichen, durch diese Behandlung nicht wesentlich

veränderten Zellwandpartie der Umriß die normale Schärfe beibehalten hat (Fig. 47). Blasenbildung, wie bei den Schleimkappen der Haare von *Ps. disseminata*, zeigen die Cystidenkappen der vorliegenden Art nicht.

Es ist von großem Interesse, daß bei den Cystiden von *Psathyrella consimilis* die Bildung der Schleimkappe der Ausscheidung der Kristalle vorausgeht. Das erste Stadium der Kristallbildung habe ich in Figur 49 dargestellt. Dieses in Seitenansicht gezeichnete Cystidenende zeigt drei Kriställchen von Kalziumoxalat, von denen die beiden obersten in der Ebene des optischen Längsschnittes des Objekts sich befanden, das unterste aber etwas mehr nach vorne zu gelegen war. Es muß dabei hervorgehoben werden, daß die Anfänge der Kristallbildung nicht an beliebigen Stellen der Schleimkappe auftreten, sondern daß sie an die Grenze zwischen Schleim und unverschleimter Membranpartie des Haarendes gebunden sind. Ein weiteres Stadium der Kristallbildung zeigt die Figur 50. Wenn die Kristalle schon ziemlich groß geworden sind, fällt es oft schwer, an ihnen noch deutliche Kristallformen zu erkennen. Es sei noch erwähnt, daß die Kristalle der unverschleimten Membran sehr fest aufsitzen, so daß sie durch die Einwirkung des Wassers nicht vom Cystidenende herabgelöst werden können. Wenn bei der Anfertigung der Schnitte zufällig durch die Messerschneide eine Kristalldruse abgerissen wird, so zeigt die unter den Kristallen gelegene Membranpartie oft eine auffallend dünnere Beschaffenheit.

Die Cystiden enthalten einen deutlich sichtbaren Protoplasmakörper, der einen großen Zellsaftraum umschließt und im Halsteil einen dichteren Belag bildet. Ihre Länge schwankt zwischen 25 und 35 μ, wobei sie etwa 7—15 μ über das Niveau der reifen Sporen emporragen.

6. *Inocybe trechispora* (Berk.) Sacc. und *I. petiginosa* (Fr.) Gillet.

Die Cystiden dieser beiden Arten gehören dem Typus von *Psathyrella consimilis* an. Sie unterscheiden sich von dieser Art nur dadurch, daß ihr Körper größer und schlanker ist (Länge 53—73 μ, Dicke 14—19 μ) und die Kalziumoxalat-Kristalle (besonders bei *I. trechispora*) eine schönere Ausbildung zeigen.

Bei *Inocybe trechispora* (gesammelt in Lunz, N.-Ö.) ließen sich die an den Cystidenenden ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen sehr gut nachweisen (Fig. 51). Der Tropfen war relativ groß, wo-

bei man deutlich im Innern der Flüssigkeit die Kristalldruse wahrnehmen konnte. Beim Übertragen in Wasser mischte sich der Tropfen sogleich mit diesem, so daß dann die Kristalle einer genaueren Untersuchung zugänglich wurden. In Figur 53—55 sind solche Kristalldrusen gezeichnet; die Kristalle waren hier vielfach in schönen Zwillingen ausgebildet (Fig. 54).

Die Cystiden von *I. petiginosa* (die untersuchten Exemplare habe ich in der Umgebung von Graz gesammelt) sind wegen der Beschaffenheit ihrer Schleimkappen von besonderem Interesse. Die Wand des Cystidenendes ist hier stark verdickt (Fig. 52) und läßt als äußerste Begrenzung oft ein der Kutikula entsprechendes Außenhäutchen erkennen. Bei der Untersuchung von Alkoholmaterial fand ich Cystidenenden, welche den Eindruck erweckten, daß hier die Verschleimung sich auf die mittlere Partie der verdickten Zellwand erstreckt. Ein solches Haarende (Alkohol-

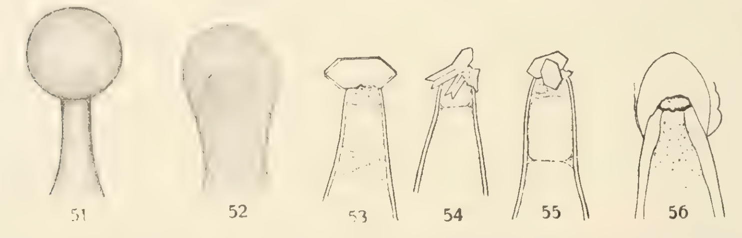


Fig. 51—56. *Inocybe trechispora* (51, Vergr. ca. 500; 53—55, Vergr. ca. 600) und *I. petiginosa* (52, 56, Vergr. ca. 800). Beschaffenheit des freien Cystidenendes.

material) ist in Figur 52 dargestellt. Besonders Figur 56 (Alkoholmaterial) scheint sehr dafür zu sprechen, daß bei der Verschleimung ein Außenhäutchen abgehoben und vielleicht später gesprengt wird oder schließlich ganz oder teilweise der Verschleimung anheimfällt. Doch konnte ich auch hier bisher nicht mit Sicherheit feststellen, wie weit an dem Zustandekommen dieser Häute des Alkoholmaterials die Wirkung des Alkohols beteiligt ist.

Massee hat in seiner Monographie der Gattung *Inocybe* (1904, S. 462) sich auch über die Cystiden geäußert. Die Cystiden (alle?) sollen von einer bräunlichen Masse gekrönt sein, die an ein Konglomerat kleiner Kristalle erinnert („brownish mass resembling a conglomeration of small crystals"). Diese am Cystidenende angehäufte Masse soll dadurch zustande kommen, daß die dünne Membran der Cystidenspitze zerfließt und dabei aus dem Innern der Cystide ein Schleim hervortritt. Bei feuchter Luft soll nun

dieser Schleim seine Beschaffenheit beibehalten — es bleiben dann viele Sporen an dem Schleime kleben —, bei trockener Luft jedoch verschrumpfen und dann nach dem Austrocknen in Wasser unlöslich werden. Speziesnamen sind a. a. O. nicht angeführt; aus der Tafelerklärung geht jedoch hervor, daß sich *I. geophylla* Karst. in dieser Weise verhalten soll. Die eben mitgeteilte Auffassung ist dadurch entstanden, daß von dem genannten Autor Befunde an normalen, unversehrten Organen mit Befunden an zufällig verletzten (geplatzten) Organen vermengt wurden, ohne daß bei der Deutung des Verhaltens der Cystiden diese beiden Kategorien auseinandergehalten wurden. Aus den von mir gemachten Beobachtungen geht hervor, daß in allen von mir untersuchten und hier geschilderten Fällen (nicht nur bei der Gattung *Inocybe*) das unverletzte Cystidenende von einer Schleimkappe (Membranschleim) gekrönt ist, ohne daß eine Perforation des Haarendes auftritt. Wenn eine solche Perforation vorhanden ist, ist sie ein Kunstprodukt. Es ist ja schon seit sehr langer Zeit bekannt, daß die Cystiden beim Einlegen in Wasser öfters an ihrem oberen Ende aufplatzen und daß dann ihr Inhalt nach außen entleert wird; gerade dieses Verhalten hat ja die älteren Forscher veranlaßt, die Cystiden als Behälter von „Spermatien" aufzufassen (vgl. De Bary 1884, S. 328, ferner Wettstein 1887, S. 10 u. 15, Fayod 1889, S. 255). Bei der natürlichen Wasserzufuhr aus dem Gewebe der Lamellen kommt jedoch ein solches Aufplatzen des Cystidenendes nicht zustande (vgl. auch Wettstein a. a. O.). Es wurde also von Massee der durch zufälliges Öffnen der Cystiden ausgetretene Inhalt mit dem stets vorhandenen Membranschleim der Membranaußenseite identifiziert. Das zufällige Aufreißen der dünnen Wandpartie wurde als regelmäßig eintretendes Zerfließen aufgefaßt. Auch scheint Massee die Ausscheidung von Kalziumoxalat übersehen zu haben, da er davon nichts erwähnt; dagegen glaube ich, daß die von ihm besprochenen „kristallähnlichen" Massen des Cystidenendes nur dem Vorhandensein echter Kristalle ihre Gestalt verdankten.

7. *Collybia esculenta* (Wulf.) Quél.

Die zu meinen Untersuchungen verwendeten Fruchtkörper von *Collybia esculenta* habe ich im Frühjahr 1910 in S. Michele a. E. (Südtirol) gesammelt. Ich fand sie häufig zwischen ganz kurzem Gras in einem kleinen Föhrenbestande.

An den Fruchtkörpern dieser *Collybia*-Art sind die Cystiden gleichmäßig über das ganze Hymenium verteilt. Ihre Länge beträgt 32—60 (im Mittel ca. 50) μ. Ihre Gestalt ist aus Figur 57 zu ersehen. Auch hier läßt sich ein Fuß, ein Bauchteil und ein Halsteil unterscheiden. Untersucht man dickere Schnitte von frischem Material in der auf Seite 474 und Seite 475 angegebenen Weise in feuchter Luft, so sieht man an der Spitze einer jeden Cystide einen stark lichtbrechenden, großen Tropfen von gelblicher Farbe (Fig. 60). Bringt man Schnitte, die man aus frischen Lamellen mit einem trocknen Messer anfertigte, auf einen Objektträger mit Wasser, so bemerkt man ebenfalls noch öfters

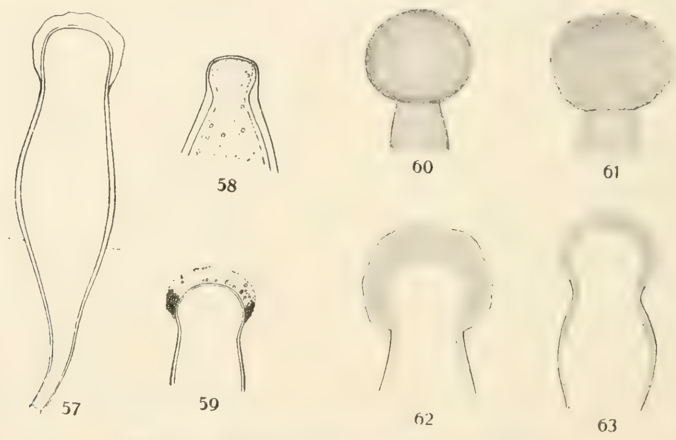


Fig. 57—63. *Collybia esculenta.* Cystiden.
Vergr. ca. 850 (57, 58, 63), 650 (59—61) und 900 (62).

diesen Tropfen an den Cystiden, doch zeigt er in Wasser eine stark körnige Oberfläche (Fig. 61). Allmählich lösen sich aber von dem Tropfen stark lichtbrechende Körnchen ab und von der ursprünglichen Umhüllung des Cystidenendes ist bald nichts mehr zu sehen. Vielfach zerfließt der Tropfen in Wasser so rasch, daß man ihn bei dieser Untersuchungsart überhaupt nicht zu Gesicht bekommt. An diesen Präparaten kann man den lebenden Inhalt gut erkennen: er besteht aus einem vakuolenreichen, körnigen Protoplasten. Untersucht man dagegen Schnitte in Alkohol, wobei man am besten schon beim Schneiden das Messer stark mit Alkohol benetzt, so sieht man, daß dem Ende einer jeden Cystide eine glashelle, nach außen scharf begrenzte, strukturlose Kappe von nahezu kugelförmiger Gestalt aufsitzt (Fig. 57 und 62). Wenn man zu den auf

diese Art angefertigten, erst kurze Zeit unter Deckglas in Alkohol befindlichen Schnitten vom Deckglasrande her Wasser zusetzt, so lösen sich die glashellen Kappen der Cystiden vollständig, sobald der Alkohol durch Wasser ersetzt ist. Das Kolloid dieser Kappe will ich aus denselben Gründen wie bei *Psathyrella disseminata* als „Schleim“ bezeichnen. Liegen die Schnitte oder die ganzen Fruchtkörper längere Zeit in starkem Alkohol, so wird wie bei *Psathyrella disseminata* u. a. der Schleim in Wasser unlöslich. Bei Schnitten, die über ein Jahr in 95% Alkohol gelegen waren, zeigte sich, daß auch kalte verdünnte Mineralsäuren keine deutliche Veränderung der Schleimkappen hervorrufen konnten. Konzentrierte Mineralsäuren lösten in der Kälte langsam, beim Erwärmen dagegen rasch die Kappen auf und veränderten dabei in annähernd gleicher Weise die unverschleimte Wandpartie des Cystiden. Essigsäure hellt in konzentriertem Zustande die Kappen auf und macht sie anscheinend ein wenig quellen — doch konnte ich auch beim Erwärmen keine weitere Veränderung nachweisen. Natronlauge (1 : 1) löste die Kappen weder kalt noch bei längerer Einwirkung in erhitztem Zustande. Es zeigten also die in Alkohol „gehärteten“ Kappen in ihrem Verhalten gegen Reagentien eine auffallende Ähnlichkeit mit der unverschleimten Zellwand der Cystiden. An diesen Kappen sieht man oft eine stärkere äußere Begrenzung (vgl. Fig. 62), welche wohl in gleicher Weise wie die Haut der Schleimkappen der Trichomhydathoden von *Psathyrella disseminata* ein durch die Einwirkung des Alkohols entstandenes Kunstprodukt darstellt. Doch wäre es nicht ganz ausgeschlossen, daß beim Verschleimungsprozeß in manchen Fällen die äußerste Lamelle der Chitinwand sich in mehr oder weniger unveränderter Beschaffenheit erhält und so eine scharfe Umgrenzung des gebildeten Schleimtropfens bewirkt. Häufig sieht man solche scharfen Konturen an jener Stelle, wo der untere Rand der Schleimkappe an die unveränderte Membran des Halsteils angrenzt. Dieses Bild könnte auch dadurch zustande kommen, daß die Verschleimung an dieser Stelle eine geringere ist, als am Scheitel des Organs, so daß dort der Schleim eine dichtere Beschaffenheit und damit eine deutlichere Außengrenze hätte. Damit würde auch das in Figur 59 dargestellte Verhalten übereinstimmen. Nach dem Übertragen eines frischen Schnittes in Wasser findet man, daß während der Auflösung der Kappe häufig die in ihr enthaltenen Exkrettröpfchen am Rande der Kappe länger erhalten bleiben, als am Scheitel, wo sie beim rascheren

Lösen des Schleims von den Strömungen in der Flüssigkeit früher fortgerissen werden. Daß dieser Schleim ein aus der Membran des Cystidenendes entstandener Membranschleim ist, kann an diesen Cystiden leicht durch die Möglichkeit einer künstlichen, streng lokalen Verquellung der im natürlichen Zustande noch unverquollenen Membranpartie des Cystidenendes gezeigt werden. Aus frischem Material angefertigte Schnitte zeigten nach der Behandlung mit heißer Natronlauge und Chlorzinkjod bei der Färbung mit geeigneten Anilinfarben (Kongorot) eine dicke, streng auf die Stelle der natürlichen Lagerung des Schleims beschränkte verquollene Haube (Fig. 63). Der ursprüngliche Schleimüberzug des Cystidenendes wird natürlich bei dieser Behandlung sogleich aufgelöst. An solchen Schnitten sah man an der eingeschnürten Stelle des Cystidenhalses ein scharf begrenztes Häutchen, das sich bis gegen den Bauchteil von der Wandung der Cystide abgehoben hatte. Dieses Verhalten könnte auch zugunsten der oben angeführten Erklärung der an manchen Cystidenkappen vorhandenen scharf ausgeprägten Kontur erwähnt werden. Die unterhalb des Bauchteils gelegene Membranpartie weist jedoch nach der Einwirkung der Quellungsmittel keine Gestaltsveränderung auf. Die unter der Schleimkappe befindliche Partie der Cystidenwand zeigte in manchen Fällen nach der Behandlung mit verdünnter Salzsäure eine bedeutend dünnere Beschaffenheit als die übrige Wand der Cystide (Fig. 58). An anderen Exemplaren konnte ich jedoch von einem solchen Dickenunterschied nichts oder nur sehr wenig wahrnehmen. Ich glaube, daß bei den Fällen, welche der Figur 58 entsprechen, diese Beschaffenheit dadurch bedingt ist, daß hier die Wand der Cystide im allgemeinen etwas dicker (2,5 μ) war, als bei jenen, welche diese Dickenunterschiede nicht so auffallend zeigten. In Übereinstimmung mit anderen klareren Befunden (*Peniophora glebulosa*, S. 486) muß dieses Verhalten so gedeutet werden, daß trotz der bei manchen Cystiden stärker ausgebildeten allgemeinen Wandverdickung stets das Cystidenende aus Gründen, die mit der Funktion als Hydathoden zusammenhängen, vollständig unverdickt bleibt.

Ich habe bereits von dem körnigen Aussehen gesprochen, das die Kappe bei der Untersuchung in Wasser zeigt, ehe sie der Auflösung anheimfällt. Bei diesem Lösungsprozesse sieht man sehr deutlich, daß dieses körnige Aussehen von sehr zahlreichen, dichtgedrängten Tröpfchen mit starkem Lichtbrechungsvermögen her-

rührt, welche in dem glashellen Schleim suspendiert sind und sich beim Auflösen des Schleims ringsum im Wasser verteilen. Zunächst verquillt dabei, wie schon erwähnt, der Kappenscheitel, worauf die Lösung des Schleims allmählich nach unten vorschreitet (Fig. 59). Wenn man zu Cystidenkappen, welche sich erst kurze Zeit in Wasser befinden, so daß der Schleim sich noch nicht gelöst hat, 95 % Alkohol zuführt, so kann man bei ununterbrochener mikroskopischer Beobachtung leicht wahrnehmen, daß sich die Tröpfchen, wenn das Wasser durch den Alkohol verdrängt ist, sehr rasch lösen und daß dabei die Schleimkappe vollständig durchsichtig wird. Der genaue Nachweis der chemischen Natur der erwähnten Tröpfchen bietet Schwierigkeiten, da die sonst für diesen Zweck verwendbaren Reagentien auch die Schleimkappe lösen und dadurch die nunmehr befreiten Tröpfchen der Beobachtung entziehen. Doch gelang es mir, diese Gebilde mit Alkannatinktur zu färben und ihre Unlöslichkeit in heißer Kalilauge festzustellen. Aus diesem Verhalten, sowie aus ihrer leichten Löslichkeit in Alkohol und Unlöslichkeit in Wasser muß darauf geschlossen werden, daß diese Tröpfchen von einem Harz oder einer harzähnlichen Substanz gebildet werden. Die Tröpfchen besitzen, wie mir schien, eine dickflüssige Beschaffenheit. Bei dieser Gelegenheit muß erwähnt werden, daß *Collybia esculenta* nur in Nadelwäldern wächst und daß ihre Fruchtkörper nach Bresadola (*Fungi Tridentini* II, 1892, S. 85) immer aus den im Boden befindlichen alten Koniferenzapfen entspringen. Vielleicht handelt es sich hier um ein Harz, das mit anderen Stoffen aus den Koniferenresten aufgenommen und dann nach größeren oder geringeren chemischen Umwandlungen wieder als Harz in den Cystiden zur Ausscheidung gelangt. Andere Substanzen habe ich in den Cystidenkappen dieser Art nicht gefunden.

Die Cystiden derselben Art hat auch Topin untersucht, doch stimmen die Angaben Topins mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen vielfach nicht überein. Topin führt an (1901, S. 19), daß jede der bauchigen Cystiden von *C. conigena* Fr. [= *C. esculenta* (Wulf) Quél.] an ihrem oberen Teile von einer lichtgelben, kugeligen Kappe mit sphärokristallinischer Struktur bedeckt ist. Diese Kappen sollen an die Sphärokristalle von *Phallus impudicus* (De Bary 1884, S. 12, Fig. 4) erinnern. Dementsprechend ist auch die von Topin gegebene Zeichnung ausgeführt. Eine solche Struktur habe ich an den Kappen von *C. esculenta* jedoch niemals beobachtet. Topin bespricht diese „Exkret-

kappen“ bei den „depôts cireux“ (S. 20). Merkwürdig ist, daß das, was hier über das Verhalten der Kappen gegen verdünnte Mineralsäuren und Natronlauge gesagt wird, nach meinen Untersuchungen nur für die in Alkohol gehärteten Schleimkappen paßt. Doch sagt Topin nichts von einer solchen Vorbehandlung mit Alkohol; auch spricht das von ihm angeführte Verhalten der Kappen gegen konzentrierte Essigsäure nicht für die Verwendung von Alkoholmaterial. Es wird erwähnt, daß nach der Behandlnng mit konzentrierter Essigsäure eine schleimartige Substanz mit ölähnlichen Tröpfchen zurückbleibt (oft soll auch eine Luftblase zurückbleiben!). Die Angaben über das chemische Verhalten der Tröpfchen stimmen größtenteils mit meinen Untersuchungsergebnissen überein; doch habe ich kein Verseifen der Tropfen durch heiße Natronlauge bewirken können. — Meine Ansicht über die Natur der Kappe unterscheidet sich also vor allem dadurch von der Meinung Topins, daß dieser anscheinend die ganze Kappe als Exkret auffaßt. Dabei bleibt mir überdies die von Topin erwähnte sphärokristallinische Struktur der Kappe unverständlich. Weiter will ich hier auf die Ausführungen Topins nicht eingehen.

8. *Galera tenuissima* (Weinm.) Gillet und *G. tenera* (Schaeff.) Quél.

An den Schneiden der Hymeniallamellen und an der Oberfläche des Fruchtkörperstiels von *Galera tenuissima* (aus Graz) fand ich zahlreiche Trichomhydathoden, die sich bei dieser Art dadurch auszeichnen, daß ihr gedrungener Körper die Gliederung in Fuß-, Bauch-, Hals- und Kopfteil unter allen von mir untersuchten Hydathoden am schärfsten ausgeprägt zeigt (Fig. 64). Ganz gleich verhält sich *G. tenera* (aus S. Michele a. E., Tirol). Die Haare des Fruchtkörperstiels beider Arten besitzen eine Länge von 20—25 μ, sind also relativ klein. Die Haare der Lamellenschneiden haben die gleiche Größe. Der Fuß des Haares ist kurz und verbreitert sich rasch in den Bauchteil, an dem das Organ eine Breite von etwa 9 μ erreicht. Der Bauchteil besitzt eine eiförmige Gestalt und verschmälert sich nach oben in den kurzen, dünnen, scharf abgesetzten Hals, der den fast kugeligen Kopfteil trägt. Der Durchmesser des Kopfteils beträgt meist etwa 4—5 μ, doch kommen auch etwas größere und kleinere Werte vor.

Die Flüssigkeitsausscheidung habe ich nur bei *G. tenuissima* untersucht. Bei dieser Art bilden die Hydathoden an den Lamellen-

rändern eine dichte, manchmal unterbrochene Leiste, an der man bei verhinderter Verdunstung und genügender Wasserzufuhr schon mit freiem Auge das Auftreten großer Tropfen (bis zu 0,5 mm Durchmesser) wahrnehmen kann. Auch an der Stieloberfläche sieht man unter den erwähnten Umständen häufig auffallend große Tropfen. Diese kommen dadurch zustande, daß die Tropfen zahlreicher, eng beisammen stehender Hydathoden sich zu gemeinsamen Tropfen vereinigen. Die Ausscheidung der Tropfen geht am apikalen Ende des Kopfteils vor sich (Fig. 67); die basale Hälfte des Kopfteils ragt aus dem Tropfen heraus. Auch diese Hydathoden bilden an der Austrittstelle der Flüssigkeit einen Membranschleim aus, von dessen Vorhandensein man sich leicht nach der auf S. 463 angegebenen Methode überzeugen kann. In Alkohol ist dieser Schleim unlöslich, weshalb man auch am Alkoholmateriale

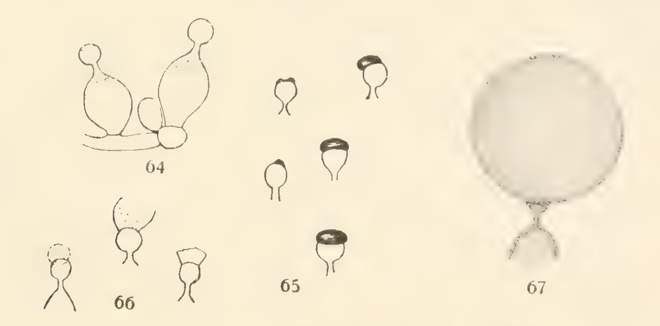


Fig. 64—67. *Galera tenera* (64—66) u. *G. tenuissima* (67). Hydathoden der Stieloberfläche und des Lamellenrandes. Vergr. ca. 650.

die Beschaffenheit dieser Schleimkappen gut untersuchen kann. In Wasser betrachtet zeigen die lebenden Haare einen vollständig glatten Kopfteil, weil sich der vorhandene Schleim sogleich im Wasser löst. Fixiert man (am besten etwas welkes) Material mit Alkohol, so kann man sehen, daß jedem Kopfteile eine laibartig geformte Schleimkappe aufsitzt (Fig. 65). Diese Kappe erscheint in Alkohol stark lichtbrechend. Nach längerem Verweilen in Alkohol verliert die Kappe ihre Löslichkeit in kaltem Wasser; doch wird die Kappe nicht so stark verändert, wie bei anderen von mir untersuchten Hydathoden, da man durch Aufkochen in Wasser die in Alkohol gehärteten Schleimkappen zum Quellen und an ihrem apikalen Teile zum Platzen bringen kann (Fig. 66). Die scharfe Kontur bleibt dabei an den seitlichen Partien der geplatzten Kappe

erhalten. Diese scharfe Begrenzung der in Alkohol fixierten Kappen stellt wohl auch hier ein Kunstprodukt dar, das durch die Behandlung mit Alkohol entsteht, da ich bei der Untersuchung des frischen Materials in Wasser keine Spur einer solchen Haut beobachten konnte.

9. *Peniophora glebulosa* (Fr.) Sacc. et Syd.

Bei der Gattung *Peniophora* kommen zweierlei Cystiden vor, „glatte" und „inkrustierte" Cystiden. Die glatten Cystiden besitzen an ihrem freien Ende eine unverdickte Membranpartie, während der übrige Teil der Cystidenwand stark verdickt ist. Eine solche unverdickte Membranstelle fehlt den inkrustierten Cystiden, wie z. B. *P. Aegerita* (Hoffm.) v. H. et L. (vgl. v. Höhnel u. Litschauer, 1907, S. 813, Fig. 7). Diese Art von Cystiden scheint mir einen eigenen Haartypus darzustellen, weshalb ich sie hier nur erwähnen will.

Im Hymenium von *Peniophora glebulosa* (Fr.) Sacc. et Syd.[1]) findet man die erwähnten glatten Cystiden in sehr großer Zahl. In ihrer Länge übertreffen sie alle von mir bisher beschriebenen Cystiden. Ich fand an dem von mir untersuchten Material Cystiden von 70 bis 110 (meist 85) μ Länge, die 40—55, oft sogar 85 μ über das Niveau der Basidien emporragten. Die größte Dicke der Haare betrug etwa 8 μ. Die Cystidenwand war ihrer ganzen Länge nach stark verdickt (größte Wandstärke 4 μ) und besaß am unteren, im Hymenium liegenden Teile sehr kurze, stumpfe Fortsätze von wurzelartiger Gestalt. Die Wand des freien Endes der Cystiden war dagegen stets dünnwandig (Fig. 69). An dieser Stelle (und manchmal von dort auch etwas weiter herab gegen die Haarmitte) waren die meisten Cystiden mit einem schleimartigen Überzug versehen, der verschiedene, zum Teil in Salzsäure lösliche Stoffe (wahrscheinlich Kalziumoxalat) enthielt (Fig. 68). An manchen Cystidenenden fehlte dieser Schleim (Fig. 69). In diesem Falle ist der ursprünglich wohl stets vorhandene Schleim wahrscheinlich nur zufällig abgestreift oder weggespült worden. In ihrem Aufbau

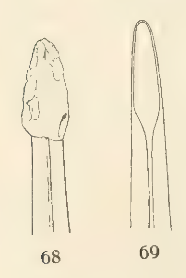


Fig. 68—69. *Peniophora glebulosa.* Beschaffenheit des freien Cystidenendes. Vergr. ca. 750.

1) Das aus Westfalen stammende getrocknete Material verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. V. Litschauer-Innsbruck.

unterscheiden sich diese Cystiden also nicht wesentlich von den früher beschriebenen Typen, z. B. von *Psathyrella consimilis*.

Über die Flüssigkeitsabsonderung kann ich keine eigenen Beobachtungen anführen, da ich frisches Material noch nicht in den Händen hatte; doch sei hier auf das S. 455 dieser Arbeit wiedergegebene Zitat nach Massee hingewiesen. Auch wenn bei dieser Gattung noch keine Wasserabsonderung beobachtet worden wäre, müßte man doch aus der Beschaffenheit des Cystidenendes auf eine Einrichtung zur Erleichterung des Flüssigkeitsaustritts, also auf die Hydathodennatur dieser Haare schließen, besonders, wenn man sie mit den von mir beschriebenen Einrichtungen anderer Pilzhydathoden vergleicht.

Als Hydathoden stellen diese Haare einen vollkommenen Typus dar, weil die Stelle der Tropfenausscheidung durch die dünne Wandpartie des Haarendes genau eingegrenzt ist und diese Stelle sehr weit über das Niveau der Basidien emporragt. Noch mehr gilt letzteres von *P. chaetophora* v. H. et L., deren Cystiden bis 250 μ lang werden (vgl. v. Höhnel u. Litschauer, 1907, Fig. 1, S. 749).

Diese Cystiden sind deshalb sehr interessant, weil sie auch die Rolle von Schutzorganen übernommen haben, da das Hymenium dieser Familie sich vollständig frei entwickelt und nicht wie bei anderen Hymenomyceten durch sein Vorkommen an eingesenkten und dadurch geschützten Stellen des Fruchtkörpers die Ausbildung solcher Schutzorgane überflüssig macht. Diese Funktion wird durch die starke Verdickung der Zellwand ermöglicht. Überdies sind diese Cystiden (besonders bei Arten mit lockerem Hymenium) oft durch weit ausladende basale Fortsätze verankert, was sehr an das Verhalten vieler mechanisch wirksamer Haare der Phanerogamen erinnert. Für die Ausführung der ursprünglichen Funktion, der Hydathodentätigkeit, ist dabei durch die dünne Wand der Haarspitze in vollkommener Weise gesorgt.

III. Allgemeiner Teil.

Ausscheidungen von Flüssigkeitstropfen sind bei den höheren Pilzen schon lange Zeit bekannt. Zuerst hat J. Schmitz (1843, S. 472) die Ansicht ausgesprochen, daß die Tröpfchen, welche bei *Sphaeria carpophila* Pers. [= *Xylaria c.* (Pers.) Fr.] an den Stielen

der Stromata zu beobachten sind, nicht etwa von Taubildungen herrühren, sondern daß es sich hier um eine aus den Geweben des Pilzes austretende Flüssigkeit handelt. Im Laufe der Zeit wurde sowohl an vegetativen Teilen, als auch an den Fortpflanzungsorganen zahlreicher Pilzarten eine mehr oder weniger lebhafte Flüssigkeitsabsonderung beobachtet. Eine Zusammenstellung der darüber vorhandenen älteren Literatur (bis 1896) gibt Pfeffer in seinem Handbuch der Pflanzenphysiologie (1897, I, S. 256).

Als Grundlage für die Beurteilung der an den Hymenomycetenfruchtkörpern beobachteten Flüssigkeitsabgabe will ich zunächst auf das Verhalten der Mucoraceen-Sporangiumträger eingehen, weil hier die Verhältnisse ziemlich einfach sind. Die jungen Sporangiumträger dieser Familie dienen, während die Stielstreckung und damit die Emporhebung der Sporangiumanlage erfolgt, als Reservestoffbehälter. Die großen Wassermengen, welche zum Transporte der vom Mycel aufgenommenen und zubereiteten plastischen Bildungsstoffe gedient hatten, sowie diejenigen, welche beim Atmungsstoffwechsel entstehen, werden, soweit sie nicht wieder bei chemischen Vorgängen gebunden werden oder für die Vermehrung des Zellsaftes Verwendung finden, in die Zellmembran abgegeben, aus der sie dann durch Verdunstung rasch in die umgebende Luft übergehen oder zunächst, bei verhinderter Transpiration, in Tropfenform austreten. Solche Tropfen sieht man recht gut an der unteren Partie der Sporangiumträger von *Mucor*-Arten, die man auf feuchtem Pferdemist in geschlossenen Gefäßen kultiviert. Von der Art dieser Tropfenabsonderung gibt die von Brefeld (1881, IV, Taf. 2, Fig. 9) entworfene Zeichnung der Sporangiumträger von *Mucor mucilagineus* eine gute Vorstellung. Sehr bekannt ist in dieser Hinsicht die Flüssigkeitsabsonderung an den Sporangiumträgern von *Pilobolus*, von der Pfeffer (1897, S. 256, Fig. 37) eine gute Abbildung gegeben hat. Die ganze Oberfläche eines solchen Sporangiumträgers ist bei hinreichend großer Luftfeuchtigkeit von zahlreichen großen Flüssigkeitstropfen bedeckt. Bei *Pilobolus Kleinii* (Artengruppe im Sinne von Palla, 1909) habe ich diese Tropfen genau untersucht und dabei gefunden, daß sie außer den bereits von Pfeffer beobachteten Kristallen (Pfeffer, 1897, S. 256) beim Eintrocknen auf dem Objektträger auch eine Kolloid-Substanz zurücklassen. Wenn man einen solchen Tropfen auf einen reinen Objektträger bringt und dann das allmähliche Verdunsten des Lösungswassers bei schwacher Vergrößerung verfolgt, so sieht man, wenn man kurz vor

dem gänzlichen Vertrocknen mit einer feinen Nadel durch den nunmehr vollständig abgeflachten Tropfen fährt, daß er eine gelatinöse Beschaffenheit angenommen hat. Diese Kolloidsubstanz ist vollständig glashell, sehr leicht in Wasser löslich, jedoch unlöslich in Alkohol. In der glashellen Masse liegen dann die bereits von Pfeffer erwähnten farblosen Kriställchen. Das Kolloid ist seiner Entstehung nach als Membranschleim zu bezeichnen. Dieses wasserlösliche Kolloid wird natürlich ebenso wie die erwähnte, in Kristallen sich ausscheidende Substanz eine osmotische Saugwirkung auf das in der Zellwand imbibierte Wasser ausüben. Doch ist diese Saugwirkung nur von ganz untergeordneter Bedeutung, da ich nachweisen konnte, daß der Wasseraustritt bei den Sporangienträgern von *P. Kleinii* vor allem durch den Turgordruck erfolgt, daß also die Flüssigkeit ausgepreßt wird. Die Möglichkeit des Wasseraustrittes ist in diesem Falle eine Ventileinrichtung, die ein dauerndes Ansteigen des Turgordruckes und damit ein vorzeitiges Abschleudern des Sporangiums verhindert. Weiter will ich auf diese Erscheinung hier nicht eingehen, da ich die Absicht habe, an anderer Stelle darüber ausführlicher zu berichten. Dagegen ist mit Rücksicht auf das Verhalten der Hydathoden von *Coprinus radiatus* auf eine andere Eigentümlichkeit hinzuweisen. Es ist sehr auffallend, daß die an den Sporangiumträgern von *Pilobolus* ausgeschiedene Flüssigkeit sich nicht sofort gleichmäßig an seiner ganzen Oberfläche verteilt, sondern dauernd in isoliert stehenden Tropfen auftritt. Diese Tropfen haften mit einer kleinen Fläche an der Zellwand. Ein Zusammenfließen benachbarter Tropfen tritt erst dann ein, wenn bei der allmählichen Größenzunahme (in feuchter Luft) die Oberflächen zweier Tropfen einander berühren. Diese Erscheinung kommt bei *Pilobolus* dadurch zustande, daß die Außenfläche der Wand des Sporangiumträgers unbenetzbar ist. An den Hydathodenenden von *Coprinus radiatus* wird ein größerer Endtropfen abgeschieden und darunter noch kranzartig angeordnet eine oder mehrere Reihen kleinerer, getrennt stehender Tröpfchen (vgl. Fig. 35, 36, S. 471). Nur bei dieser Art wird, ähnlich wie bei *Pilobolus*, an den Hydathoden die Flüssigkeit gleichzeitig an mehreren Stellen der Oberfläche des einzelligen unverzweigten Organs ausgeschieden. Ob dieser Ausscheidung in getrennten Tropfen eine Bedeutung für den Wasserhaushalt der genannten Organismen zukommt, will ich dahingestellt lassen.

Bei den erwähnten Sporangiumträgern ist hinsichtlich der Wasserabgabe noch keine Arbeitsteilung eingetreten, da an allen Teilen eines solchen Sporangiumträgers, sowie am jungen Sporangium selbst unter den genannten Umständen die Ausscheidung von Flüssigkeitstropfen erfolgt. Es ist hier die Absonderung von Wasser eine Teilfunktion neben anderen ebenso wichtigen Funktionen des Organs. Bei den Hymenomycetenfruchtkörpern dagegen, die vielfach einen ziemlich komplizierten histologischen Aufbau besitzen, läßt sich dementsprechend auch hinsichtlich der Wasserabsonderung eine wohlausgeprägte Arbeitsteilung erkennen. An der Oberfläche des Stiels, des Hutes, sowie an den Hymenophoren lassen sich bei verschiedenen Arten wasserabsondernde Trichome nachweisen, für die sowohl der Ort des Auftretens, als auch Gestalt und Funktion bei der betreffenden Art konstant ist. Diese Haare sind am besten als **Trichomhydathoden** zu bezeichnen.

Alle Trichomhydathoden der Hymenomycetenfruchtkörper sind einzellige Organe, die in funktionierendem Zustande stets einen lebenden Protoplasmakörper besitzen. Hinsichtlich der Gestalt stellen die Trichomhydathoden von *Galera tenera* (Fig. 64, S. 485) den vollkommensten Typus dar: der Körper dieser Hydathoden ist eiförmig und verschmälert sich nach rückwärts in einen kurzen Fuß, der mit einer schmalen Querwand einer Hyphe aufsitzt. Den eiförmigen Teil, in dem das Organ seine größte Dicke erreicht, habe ich als Bauchteil bezeichnet. Dann folgt gegen das freie Haarende zu ein sehr stark verschmälerter Halsteil, dem der scharf abgegrenzte, kugelförmige Kopfteil (Haarende) aufsitzt. Die Absonderung von Flüssigkeit erfolgt hier an der obersten Partie (Scheitel) des Kopfteils. Wenn auch diese Gestalt an den Trichomhydathoden mancher Hymenomyceten weniger stark hervortritt, so läßt sich doch stets ein Bauchteil und ein Halsteil erkennen. Bei den Hydathoden des Hymeniums, den Cystiden (etwa von *Psathyrella consimilis)*, ist meist der Fußteil gut ausgebildet, weil sie mit diesem verschmälerten Teile ihres Körpers zwischen den Basidien eingefügt sind und mit diesem oft noch etwas unter das Niveau des Hymeniums hinabreichen. Bauchteil und Halsteil gehen bei diesen Cystiden allmählich ineinander über. Der Kopfteil ist meist nicht ausgeprägt, oder höchstens durch eine flache, kaum sichtbare Einschnürung vom Halsteile abgegliedert. Wenn das Cystidenende von hakenförmigen Fortsätzen gekrönt ist, kann man diese zum Kopfteile rechnen (vgl. Fig. 37 II, S. 322 in Zopf, 1890).

Bei den Trichomhydathoden der sterilen Fruchtkörperoberfläche überwiegt meistens der Halsteil, wie z. B. bei *Psathyrella disseminata* (Fig. 4, S. 460). Dadurch, daß an einem Bauchteile mehrere Halsteile entstehen, kommen die verzweigten Trichomhydathoden von *Coprinus ephemerus* (Fig. 26, 27, 28, S. 469) zustande.

Die im speziellen Teil dieser Arbeit angeführten Beispiele von Trichomhydathoden besitzen ohne Rücksicht darauf, ob sie an der sterilen oder (als Cystiden) an der fertilen Fruchtkörperoberfläche auftreten, hinsichtlich Bau und Funktion eine Anzahl wichtiger, gemeinsamer Merkmale. Diese lassen sich in drei Sätze vereinigen: 1. Die Absonderung von Flüssigkeit ist auf eine scharf umschriebene Stelle des Haarendes beschränkt. 2. Die Stelle der Flüssigkeitsabsonderung zeichnet sich dadurch aus, daß ihre Membran stets unverdickt bleibt, auch wenn die übrige Wand des Haares eine sehr starke Verdickung erfahren hat. 3. Im ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen ist stets eine Kolloidsubstanz gelöst, die aus der Membran des Haarendes infolge einer streng lokalen Verschleimung hervorgegangen ist. Diese Merkmale sollen in den folgenden Abschnitten ausführlicher erörtert werden.

Der Ort der Flüssigkeitsabsonderung ist die Spitze der Trichomhydathoden. Die ausgeschiedene Flüssigkeit bildet bei allen Cystiden und den einfachen Trichomhydathoden von *Psathyrella disseminata* und *Coprinus ephemerus* einen einzigen, genau axial oder nur wenig schräg aufsitzenden Tropfen. Die bedeutende relative Größe dieses Tropfens ist in den Figuren 1, S. 459 und 19 und 20, S. 467 sichtbar. Bei *Coprinus radiatus* kann außer dem endständigen, größeren Tropfen auch noch ein Kranz kleinerer Tröpfchen in einem geringen Abstande von der Haarspitze zur Ausscheidung gelangen (Fig. 35, 36, S. 471). Einen anderen Typus stellen die mehrarmigen Trichomhydathoden dar, die ich am Stiele der Fruchtkörper von *Coprinus ephemerus* gefunden habe. Hier entspringen einem Haarkörper oft zwei oder drei Haarschäfte, von denen jeder einen endständigen Flüssigkeitstropfen trägt. Diese Haarschäfte (Halsteile) stimmen mit den gleichen Teilen der einfachen Haare von *C. ephemerus* vollständig überein; auch in der Art der Flüssigkeitsabsonderung fand ich keinen Unterschied zwischen einarmigen und mehrarmigen Hydathoden. Letztere stellen somit hinsichtlich ihres Baues nur eine Vervielfältigung eines einfachen Hydathodenhaares dar (Fig. 26—28, S. 469).

Die Membran des wasserabsondernden Haarendes war bei allen von mir untersuchten Hydathoden der Hymenomyceten unverdickt. Dies kommt besonders bei denjenigen Arten sehr gut zum Ausdruck, deren Cystidenwand bei fortschreitendem Alter sich zu verdicken pflegt. Als Beispiel führe ich die Cystiden von *Peniophora glebulosa* (S. 486, Fig. 69) an, deren Cystidenende auch dann noch keine Wandverdickung besitzt, wenn die übrige Cystidenwand sich so sehr verdickt hat, daß das Zellumen des Halsteils nur mehr als schwacher Streifen sichtbar ist. Die Cystiden dieser Art (die oft eine Länge von über 100 μ erreichen) ragen 40—55 μ, ja oft noch höher über das Niveau der Basidien empor und bilden somit infolge ihres reichlichen Vorkommens jedenfalls einen wirksamen Schutz des vollkommen freiliegenden Hymeniums, wenn sich ihre Zellwand hinreichend stark verdickt hat. Diese Schutzwirkung steigert sich mit der Zunahme der Wandverdickung; eine allgemeine Wandverdickung tritt jedoch nicht ein, sondern die Haarspitze bleibt unverdickt, so daß die auf die Spitze des Haares beschränkte Wasserabsonderung durch diesen Prozeß nicht beeinträchtigt wird.

An dem geschützt liegenden Hymenium mancher Agaricaceen-Arten zeigen die Cystiden oft ebenfalls eine deutliche Wandverdickung, wenn sie auch den Grad der Verdickung der *Peniophora*-Cystiden bei weitem nicht erreichen. Diese Eigentümlichkeit wurde schon von Fayod (1889, S. 258) dadurch zu erklären gesucht, daß solche Cystiden infolge der in ihrem Innern vorhandenen osmotisch wirksamen Substanzen einen starken Druck auszuhalten hätten. Doch hat Fayod die Höhe des osmotischen Druckes nirgends angegeben. Auch die Cystiden von *Psathyrella consimilis* besitzen eine kräftige Zellwand mit einer unverdickten terminalen Stelle (vgl. S. 475 und 477). Diese Cystiden enthalten nach meinen eigenen Untersuchungen einen Zellsaft, dessen osmotischer Wert etwa 3,7 % KNO_3 beträgt. Dieser Gehalt entspricht einem Drucke von über 12 Atmosphären. Doch ist mir über die osmotischen Eigenschaften der Cystiden noch nicht soviel bekannt, um angeben zu können, ob auch wirklich ein Turgordruck von solcher Höhe in den Cystiden zustande kommt. Wenn letzteres wirklich der Fall wäre, würde sich die dicke Beschaffenheit der Wand des Bauchteils auf diese Weise sehr leicht erklären lassen, zumal dieser ja oft frei über das Niveau der übrigen Elemente des Hymeniums emporragt, also gerade in der durch den tangentialen Zug am meisten be-

anspruchten Wandpartie keine Unterstützung durch den Gegendruck benachbarter Zellen erhält. Auch die Cystiden von *Collybia esculenta* (Fig. 58, S. 480) und besonders die von *Panus rudis* (hier nicht eigens besprochen) zeigen einen solchen Unterschied in der Dicke der Zellwand des Bauchteils und des Cystidenendes.

In allen von mir untersuchten Fällen ist die Membran der Hydathoden an jener Stelle, welche den ausgeschiedenen Tropfen trägt, verschleimt. Dieser Membranschleim läßt sich entweder dadurch nachweisen, daß man die ausgeschiedenen Tropfen auf Deckgläser überträgt und dann eintrocknen läßt, oder dadurch, daß man frisches Material etwas welken läßt und dann in absoluten Alkohol legt. Es empfiehlt sich deshalb nicht, Material mit lebhafter Wasserausscheidung gleich direkt in Alkohol zu geben, weil der stark verdünnte Schleim der Hydathodenenden durch die im Alkohol auftretenden Strömungen hinweggespült wird, während er in etwas konzentrierterem Zustande an Ort und Stelle ausgefällt wird und dadurch für die Untersuchung erhalten bleibt. Dieser Schleim trocknet an den Haarenden entweder glatt ein, wie an den Trichomhydathoden von *Psathyrella disseminata* (wie Fig. 2 und 3, S. 459), oder er nimmt beim Eintrocknen eine runzelige Oberfläche an, so daß er dann von einem vielfach gefalteten Häutchen eingeschlossen zu sein scheint. Letzteres ist bei *Coprinus ephemerus* der Fall (Fig. 21—24, S. 467). Um die dickflüssige Konsistenz der eintrocknenden Tropfen zu zeigen, kann man die auf ein Deckglas oder einen Objektträger übertragenen Tropfen kurz vor dem gänzlichen Vertrocknen mit einer Nadel ritzen, wobei man am besten diese Manipulation unter Anwendung einer schwachen Vergrößerung unter dem Mikroskop vornimmt. Bei *Psathyrella disseminata* läßt sich dies auch in der Weise zeigen, daß man an einem auf dem Objektträger frei liegenden Fruchtkörper einen von zwei Haarenden festgehaltenen Tropfen betrachtet, während das in ihm vorhandene Wasser allmählich verdunstet. Der ursprünglich kugelige oder eiförmige Tropfen nimmt nach und nach eine Sanduhrform an, bis er schließlich in der Mitte durchreißt: nach diesem Durchreißen kann man bemerken, daß die beiden kegelförmigen Teilstücke dieses Tropfens diese Gestalt noch durch mehrere Sekunden beibehalten, um langsam eine birnförmige Gestalt und schließlich Kugel- und Halbkugelform anzunehmen. Es kann aber auch sein, daß sich der Tropfen zunächst verkleinert und daß dann die Trennung direkt an einem Haarende erfolgt: auch in diesem Falle bleibt die nach

dem Abreißen entstehende Birngestalt des Tropfens durch einige Sekunden sichtbar (vgl. die Figuren 2 und 3, S. 459). Bei dieser Untersuchung ist gleichzeitig zu sehen, daß der Tropfen ziemlich fest an den Haarenden haftet, da sonst kein Durchreißen des Tropfens erfolgen könnte.

Es ist naheliegend, danach zu fragen, ob nicht auch hier, ähnlich wie bei verschleimenden Haarzellen der Phanerogamen, die Abhebung einer Art von Cuticula vor sich geht. Das Alkoholmaterial der Hydathoden von *Psathyrella disseminata* schien dafür zu sprechen, doch bin ich jetzt zur Ansicht gekommen, daß es sich bei den hierfür in Betracht kommenden Bildern um ein bei der Alkoholeinwirkung entstehendes Kunstprodukt handelt. Am ehesten würde noch der Befund an den Cystiden von *Inocybe petiginosa* dafür sprechen; doch bin ich auch hier zu keinem sicheren Resultate gelangt, so daß vorläufig diese Frage offen bleibt.

Über die chemische Natur des Membranschleimes dieser Hydathoden läßt sich nicht viel aussagen. Er ist in Wasser, Mineralsäuren und Alkalien sehr leicht löslich, wird aber aus der wässerigen Lösung durch Alkohol ausgefällt. Diese Eigentümlichkeit hat er mit den bis jetzt (freilich nur sehr ungenau) bekannten Pilzschleimen gemeinsam (vgl. darüber Zellner, 1907, S. 118). Bei längerem Liegen in Alkohol verliert er seine Löslichkeit für Wasser vollständig und ist dann auch in starken Mineralsäuren nur beim Erwärmen rasch löslich. In diesem „gehärteten“ Zustande erinnert er in seinem Verhalten gegen Lösungsmittel vielfach an die Chitinmembran der Pilzhyphen. Leider sind diese Objekte zu zart, um in den gehärteten Schleimkappen einen Chitinnachweis nach Wisselingh ausführen zu können.

Die Frage, ob der von mir beobachteten Schleimbildung der Pilzhydathoden im allgemeinen eine ökologische Bedeutung zukommt, kann nicht unbedingt bejaht, aber auch nicht ohne weiteres verneint werden. Es ist möglich, daß der eben besprochene Schleim immer dann entsteht, wenn sich an sonst undurchlässigen Chitinmembranen für Wasser durchlässige Stellen bilden. Der Schleim wäre dann als ein bei diesem Prozeß entstehendes Abfallsprodukt aufzufassen. Dabei könnte sich aber trotzdem die Schleimbildung in vielen Fällen als eine im Haushalte der Pflanze wertvolle Eigentümlichkeit erweisen. So wird durch die streng lokale Verschleimung des Haarendes ermöglicht, daß der ausgeschiedene Wassertropfen genau an der Spitze der Hydathode festgehalten

wird, da dieser durch den in ihm gelösten Membranschleim eine mehr dickflüssige Beschaffenheit erhält, so daß ein Verfließen des Tropfens von der Spitze weg gegen den Halsteil zu bedeutend erschwert wird. Dazu kommt noch, daß ein Flüssigkeitstropfen an einer Membranstelle, welche nach außen in eine schleimige Beschaffenheit übergeht, leicht festgehalten wird. Dieses Haften an der verschleimten Stelle wird auch durch das früher (Fig. 2 und 3, S. 459 und S. 493) geschilderte Verhalten beim Verdunsten eines von zwei Haarenden festgehaltenen Tropfens gezeigt. Ein Wegfließen des ausgeschiedenen Tropfens dürfte auch dadurch verhindert werden, daß der Membranschleim vielfach an der Grenze zwischen der verschleimten und unverschleimten Membranpartie des Haarendes eine dichtere Beschaffenheit zu besitzen scheint; dafür spricht besonders das Verhalten der Cystiden von *Collybia esculenta* (Fig. 57, 59, S. 480). Eine Einrichtung zum Festhalten der Tropfen an der Hydathodenspitze erscheint sofort als ein unbedingtes Erfordernis, wenn solche Haare zwischen den Basidien angeordnet sind. Soviel ich weiß, wurde an den Basidien der Agaricaceen niemals an der den Sterigmen zugekehrten Wandpartie irgendwelche Absonderung von Flüssigkeit oder anderer Stoffe beobachtet (vgl. auch Topin 1901, cap. IV, S. 25). Solche Ausscheidungen würden auch die normale Ablösung der reifen Sporen verhindern oder doch wenigstens vielfach ungünstig beinflussen. Wenn sich also Hymenialelemente als Hydathoden ausbilden, so muß auch dafür gesorgt sein, daß die Flüssigkeit hinreichend hoch über dem Niveau der Basidien ausgeschieden und während ihres allmählichen Verdunstens und der fortdauernden Erneuerung in dieser Lage festgehalten wird. Nach diesen Gesichtspunkten ist auch die ausschließliche Anordnung der Hydathoden an der Lamellenschneide (was bei zahlreichen Arten, z. B. *Galera tenera* der Fall ist) ein großer Vorteil.

Ich habe mich in den vorliegenden Zeilen hauptsächlich auf die Anführung der charakteristischen anatomischen Details beschränkt und diese mit meinen eigenen Beobachtungen über die Tätigkeit dieser Organe, sowie mit unserem bisherigen Wissen über den Wasserhaushalt der Hymenomyceten-Fruchtkörper in Einklang zu bringen gesucht. Es ist jedoch noch von größter Wichtigkeit, auch die Mechanik der Flüssigkeitsabsonderung klarzustellen. Da ich die Untersuchungen über die Pilzhydathoden in dieser Hinsicht noch fortzusetzen beabsichtige, so habe ich die Darlegung dieser Verhältnisse einer späteren Publikation vorbehalten.

Über den Wasserhaushalt der Hymenomyceten-Fruchtkörper ist nur sehr wenig bekannt. Den Stand unserer Kenntnisse hat Lakon (1907) im Zusammenhang mit den Ergebnissen seiner Untersuchungen über *Coprinus plicatilis* zusammengefaßt. Durch diese Arbeit wurde festgestellt, daß für die Ausbildung der Fruchtkörper der genannten Art „die Transpiration als eine der wichtigsten Bedingungen in Betracht kommt und daß alle anderen, früher hierfür verantwortlich gemachten Faktoren nur mittelbar von Bedeutung sind, nämlich nur soweit, als sie zur Herbeiführung einer gesteigerten Transpiration beitragen“ (Lakon 1907, S. 171 f.). Leider hatte ich noch nicht Gelegenheit, den Bau der Fruchtkörper von *C. plicatilis* genauer untersuchen zu können. Die Ausbildung von Hydathoden an den Fruchtkörpern von *C. ephemerus* und *C. radiatus* läßt darauf schließen, daß auch diese Fruchtkörper größere Mengen von Wasser abzugeben haben, deren sie sich durch die Transpiration allein an ihrem feuchten Standorte nicht entledigen können. Jedenfalls hoffe ich, in der nächsten Zeit das Transpirationsbedürfnis der erwähnten *Coprinus*-Arten auf experimentellem Wege feststellen zu können.

Einem solchen Transpirationsbedürfnisse würde die Lage der ausgeschiedenen Tropfen und die Art der Anordnung der Hydathoden vielfach entgegenkommen. Die Ausbildung zahlreicher lebender Haare bedingt an und für sich schon durch die dabei erzielte Oberflächenvergrößerung eine Erleichterung der Transpiration. Betrachtet man in dieser Hinsicht z. B. einen Fruchtkörper von *Coprinus radiatus*, so ergibt sich folgende Erwägung: Alle Teile der Fruchtkörperoberfläche geben Wasserdampf an die umgebende Luft ab. Es muß demnach die Luft unmittelbar an der Oberfläche des Fruchtkörpergewebes die größte Feuchtigkeit besitzen. Durch ein Emporheben des ausgeschiedenen Tropfens über das Niveau größter Luftfeuchtigkeit wird eine Beschleunigung in dem Verdampfen des ausgeschiedenen Wassers hervorgerufen, was besonders bei hygrophiler Lebensweise sehr in Betracht kommt. Das wird besonders bei einem jungen Fruchtkörper zutreffen, der sich noch nicht im Stadium der raschen Stielstreckung befindet und sich deshalb noch nicht sehr viel über die feuchte Oberfläche des Substrats (Pferdemist) erhoben hat. Dazu kommt noch, daß durch die Ausbildung dünnwandiger Haare, deren Tropfenausscheidung an eine streng abgegrenzte kleine Fläche des Haarendes gebunden ist, die durch die Ausbildung von Haaren vergrößerte tran-

spirierende Fruchtkörperoberfläche bei der Wasserabsonderung nicht wesentlich verkleinert wird.

Die Cystiden und die „Cystidiformzellen" des Lamellenrandes sind die Hydathoden des Hymeniums. Sind die wasserabsondernden Organe des Hymeniums größtenteils oder ausschließlich am Rande der Hymenophore angeordnet, was bei vielen Arten der Fall ist, so wird dadurch ein rascheres Verdunsten der ausgeschiedenen Flüssigkeit ermöglicht. Wird aber durch große Luftfeuchtigkeit und niedere Temperatur die Verdunstung der Tropfen verhindert, so vereinigen sich bei fortschreitender Größenzunahme die benachbarten Tropfen, so daß dann große, nach abwärts hängende Flüssigkeitsperlen zustande kommen, die sich weiterhin zu kontinuierlichen Flüssigkeitssäumen der Lamellenränder vereinigen können. An den Lamellen der Fruchtkörper von *Hypholoma lacrimabundum* findet man aber außer den Hydathoden der Lamellenschneide auch auf der Fläche der Hymenophore Hydathoden, die aber fast immer in Gruppen so eng beisammen stehen, daß bei lebhafter Wasserabsonderung die einzelnen Flüssigkeitstropfen einer Cystidengruppe zu einem einheitlichen großen Tropfen sich vereinigen, der dann in ähnlicher Weise, wie ich das auch bei *Galera tenuissima* beschrieb, von einer größeren Anzahl von Haaren festgehalten wird. Der an den Rändern der Hymenophore oft sehr reichlich ausgeschiedenen Flüssigkeit verdankt wohl *Hypholoma lacrimabundum* seinen Namen.

Wie bei den Hydathoden der Gefäß-Pflanzen (vgl. Haberlandt 1909, S. 453) nicht reines Wasser ausgeschieden wird, so werden auch aus den Hydathoden der Hymenomycetenfruchtkörper mit dem Wasser verschiedene andere Stoffe abgegeben. Deshalb scheidet sich an der Grenze zwischen dem Schleim und der verschleimenden Membranpartie vielfach Kalziumoxalat aus, das dort oft in sehr schönen Kristallen abgelagert wird. Als Beispiele habe ich *Psathyrella consimilis* und zwei *Inocybe*-Arten beschrieben, wobei ich besonders auf die schönen Zwillingskristalle der Cystidenkappen von *I. trechispora* (S. 478, Fig. 53—55) hinweisen möchte. In anderen Fällen enthalten die Schleimkappen harzähnliche Stoffe in Form kleiner Tröpfchen, wie bei *Collybia esculenta.* Das Auftreten dieser Stoffe im Schleime der Cystidenkappen erinnert unwillkürlich an das Auftreten von Harzen und ätherischen Ölen in den von Tschirch als „resinogene Schichte" bezeichneten Schleimbildungen der Phanerogamendrüsen. Ob diese Ähnlichkeit nicht

nur eine äußere ist, muß durch weitere Untersuchungen klargestellt werden.

In den zuletzt genannten Fällen haben die Hydathoden ihre Funktion erweitert und in ausgedehnterem Maße als Nebenfunktion die Abscheidung von Endprodukten des Stoffwechsels übernommen. Ein eigentlicher Funktionswechsel — wenn auch nur im Verlaufe der Ontogenese — tritt nur dann ein, wenn, wie bei manchen Corticieen (*Peniophora glebulosa*, vgl. S. 486 f. und 492) die Cystiden auch eine mechanische Funktion zu erfüllen haben. Wenn diese Cystiden bei ihrem Altern schließlich auch die Hydathodenfunktion nicht mehr ausführen können, so vermögen sie dann doch noch (selbst in abgestorbenem Zustande) infolge ihrer großen Länge und der stark verdickten Zellwand als Schutzhaare des vollkommen freiliegenden Hymeniums zu dienen. Bei der Erneuerung des Hymeniums werden die alten Cystiden von den neuen Hymenialelementen vollständig überwachsen, so daß sie dann auch noch (nach Art der Spongiennadeln) zur Festigung des Fruchtkörpergewebes beitragen können. Damit ist ein vollständiger Funktionswechsel eingetreten.

Die Cystiden von *Coprinus atramentarius* und einiger anderer *Coprinus*-Arten sind jedoch im Gegensatz zu allen anderen Cystiden keine Hydathoden. Ob auch dieser Cystidentypus aus Hydathoden sich entwickelt hat, könnte nur durch vergleichende Untersuchung zahlreicher *Coprinus*-Arten festgestellt werden. Bezüglich der Auffassungen über die Bedeutung dieser Organe verweise ich auf meine Ausführungen auf S. 454 dieser Arbeit.

Stellt man die Hydathoden der Phanerogamen den von mir beschriebenen Pilzhydathoden gegenüber, so zeigt sich, daß diese mit den aktiven (epidermalen) Hydathoden der ersteren verglichen werden können. Die Einzelligkeit haben die Pilzhydathoden mit den epidermalen Hydathoden von *Gonocaryum pyriforme* und *Anamirta Cocculus* (vgl. Haberlandt, 1909, S. 445) gemeinsam. Auch darin zeigt sich ein gemeinsames Merkmal, daß an der Austrittsstelle des Wassers die Zellmembran verschleimt. Doch besitzen die Pilzhydathoden keine durch die Verschleimung hervorgerufene Öffnung an der Spitze (wie bei *Gonocaryum pyriforme)*, sondern die Flüssigkeit dringt durch eine geschlossene Schleimmembran nach außen. Während ferner die einzelligen Hydathoden der Phanerogamen im Niveau der Epidermiszellen liegen, sind die Hydathoden der Pilze

als Trichome entwickelt, so daß sie über das Niveau der Fruchtkörperoberfläche emporragen.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Gleich den Hygrophyten unter den höheren Pflanzen besitzen auch viele Fruchtkörper der Hymenomyceten eigene Organe für die Absonderung von Wasser in tropfbarflüssiger Form. Diese Organe (Hydathoden) können an der sterilen Oberfläche des Fruchtkörpers, aber auch an den Hymenophoren zur Ausbildung gelangen. Von dieser Region der Fruchtkörper sind die Hydathoden schon seit langer Zeit (unter der Bezeichnung Cystiden) bekannt, doch hat man bisher die Hauptfunktion dieser Organe, die Hydathodenfunktion, übersehen. Die Cystiden sind, wie alle hier beschriebenen Hydathoden, einzellige Haare, die an ihren Enden Flüssigkeitstropfen abscheiden. Diese Tropfen bestehen zum größten Teile aus Wasser, enthalten aber auch Endprodukte des Stoffwechsels und einen aus der Membran des Haarendes hervorgegangenen, in Wasser leicht löslichen Schleim. Die Hydathoden des Hymeniums sind entweder gleichmäßig über die ganze Fläche des Hymeniums verteilt oder nur am freien Rande der Hymenophore ausgebildet.

Die Hydathoden der sterilen Fruchtkörperoberfläche unterscheiden sich in ihrem Baue in keinem wesentlichen Punkte von den Hydathoden des Hymeniums. Auch die Flüssigkeitsabsonderung erfolgt in gleicher Weise. Doch konnte ich typische Hydathoden der sterilen Fruchtkörperoberfläche nur bei wenigen Arten nachweisen, während Hydathoden des Hymeniums bei sehr vielen Arten vorkommen.

Die Trichomhydathoden der Hymenomyceten besitzen ein engbegrenztes Längenwachstum. Dadurch weichen sie von anderen freien Hyphenenden der Fruchtkörperoberfläche (z. B. der „Rhizoiden“) wesentlich ab. Aber auch ihre Gestalt zeigt einige charakteristische Eigentümlichkeiten. An den am weitesten differenzierten Trichomhydathoden konnte ich einen Fußteil, einen Bauchteil, einen Halsteil und einen Kopfteil unterscheiden. Bauchteil und Halsteil sind wohl immer ausgebildet. Der Fußteil ist am besten bei den Cystiden entwickelt, da diese mit dem Fußteil zwischen den Elementen des Hymeniums stecken; bei den Hydathoden der sterilen Fruchtkörperoberfläche fehlt er dagegen häufig. Auch der Kopfteil ist nicht bei allen Hydathoden gleich gut ausgeprägt. Die

Flüssigkeitsabsonderung und Schleimbildung erfolgt an der äußersten Partie (Scheitel) des Haares, hier ist bei Cystiden mit stark verdickten Zellwänden eine unverdickte Membranstelle (also eine Art Tüpfel mit nach außen verschleimter Schließhaut) vorhanden.

Neben der Hauptfunktion erfüllen manche Hydathoden als Nebenfunktion in ausgedehnterem Maße noch die Abscheidung von Endprodukten des Stoffwechsels. In diesem Falle tragen die Hydathoden oft sehr schön ausgebildete Kristalldrusen von Kalziumoxalat. An allseitig freiliegenden Hymenien (Corticieen) können die Hydathoden infolge allmählicher Dickenzunahme der Zellwand in späteren Stadien der Entwicklung auch als Schutzorgane des Hymeniums dienen, also neben der Hydathodenfunktion auch eine mechanische Funktion erfüllen.

Die einzigen Cystiden, welche von dem allgemeinen Typus abweichen, sind die Cystiden einiger *Coprinus*-Arten. Sie sind keine Hydathoden; ihre Funktion ist jedoch trotz mancher Versuche noch immer nicht aufgeklärt.

Graz, Anfang Dezember 1911.

Literatur-Verzeichnis.

Bary, A. de (1884), Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig, 1884.

Brefeld, O. (1877, 1881), Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, III., IV. Heft. Leipzig, 1877 u. 1881.

Bresadola, G. (1892), Fungi Tridentini novi vel nondum delineati. 2 Vol., c. 217 tab., Tridenti, 1881—1900.

Buller, A. H. R. (1910). The function and fate of the cystidia of *Coprinus atramentarius,* together with some general remarks on *Coprinus* fruit-bodies. Annals of botany, vol. XXIV, No. XCVI, p. 613—629, w. pl. 50, 51; 1910.

Fayod, V. (1889), Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinées. Annales des sciences naturelles, VII. sér., tom. IX, p. 182—411, pl. 6, 7; 1889.

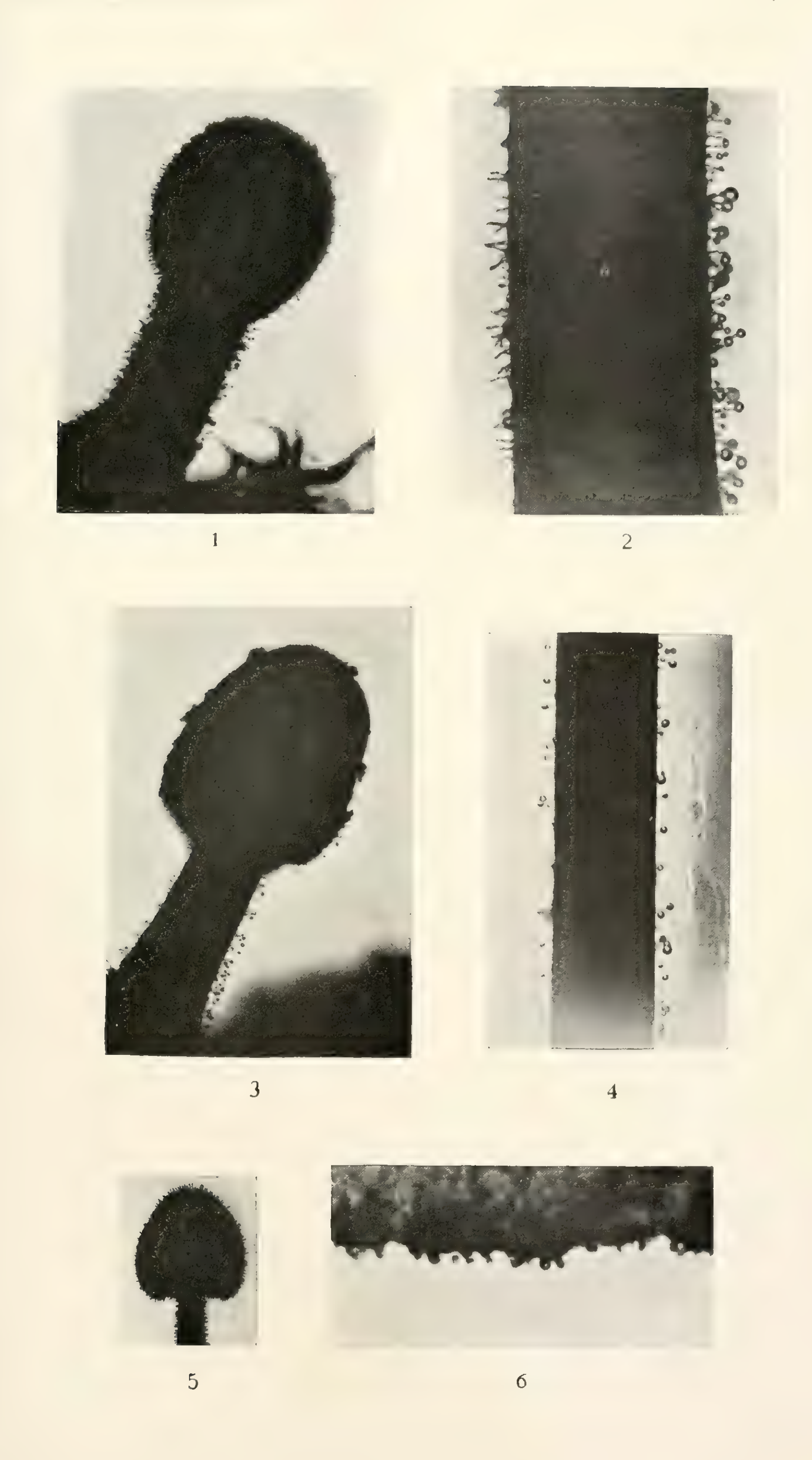
Haberlandt, G. (1909), Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., Leipzig, 1909.

Höhnel, F. v. und Litschauer, V. (1907), Beiträge zur Kenntnis der Corticieen (II. Mitteilung). Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-nat. Kl., CXVI B, Abt. I, S. 739—852, m. 4 Taf., 1907.

Lakon, G. B. (1907), Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Coprinus.* Annales mycologici, V, N. 2, S. 155—176; 1907.

Massee, G. (1904), A monograph of the genus *Inocybe* Karsten. Annals of botany, XVIII, N. LXXI, p. 459—504, w. pl. 32; 1904.

— (1906), A textbook of Fungi. London, 1906.



1 2 3 4 5 6



Palla, E. (1900), Zur Kenntnis der *Pilobolus*-Arten. Österr. botan. Zeitschrift, 1900, Nr. 10, m. 1 Taf.

Patouillard, N. (1887), Les Hyménomycètes d'Europe. Paris, 1887.

Pfeffer, W. (1897), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig, 1897—1904.

Schmitz, J. (1843), Über das Wachstum von *Sphaeria carpophila* Pers. Linnaea, Bd. XVII, Jahrg. 1843.

Seynes, J. de (1863), Essai d'une flore mycologique de la région le Montpellier et du Gard. Avec 5 planches et 1 carte. Paris, 1863.

Topin, J. (1901), Notes sur les cristaux et concrétions des Hyménomycètes et sur le rôle physiologique des cystides. Thèse pharm. Paris. Avec 4 pl. St. Germain-en-Laye, 1901.

Wettstein, R. v. (1887), Zur Morphologie und Biologie der Cystiden. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, mathem.-nat. Kl., Bd. XCV, Abt. I, S. 10—21, m. 1 Taf.; 1887.

Zellner, J. (1907), Chemie der höheren Pilze. Leipzig, 1907.

Zopf, W. (1890), Die Pilze, in A. Schenk, Handbuch der Botanik, IV. Breslau, 1890.

Figuren-Erklärung.

Tafel VI. (Mikrophotographien.)

Fig. 1. *Psathyrella disseminata.* Längsprofil eines jungen Fruchtkörpers mit Trichomhydathoden. Vergr. ca. 15.

Fig. 2. *Psathyrella disseminata.* Stück des Fruchtkörperstiels (im Längsprofil) mit Hydathoden. An der linken Seite sind die von den Hydathoden ausgeschiedenen Tropfen teils verdunstet, teils abgestreift; die rechte Seite zeigt die großen Schleimtropfen der Hydathodenenden. Vergr. ca. 30.

Fig. 3. *Coprinus ephemerus.* Junger Fruchtkörper (auf Pferdemist) mit Hydathoden. Tropfen größtenteils verdunstet (Längsprofil). Vergr. ca. 25.

Fig. 4. *Coprinus ephemerus.* Stück des Fruchtkörperstiels (Längsprofil) in der feuchten Luft des Kulturgefäßes. Die Hydathoden tragen große Tropfen. Vergr. ca. 25.

Fig. 5. *Coprinus radiatus.* Oberer Teil eines jungen Fruchtkörpers (Längsprofil) mit Hydathoden. Tropfen verdunstet. Vergr. ca. 20.

Fig. 6. *Psathyrella consimilis.* Rand der Lamelle eines Fruchtkörpers im Stadium der Sporenaussaat (Präparat in feuchter Luft, lebend). Die Enden der Hydathoden (Cystiden) sind von einer deutlich sichtbaren Schleimkappe bedeckt. Vergr. ca. 150.

Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte nebst Bemerkungen über den Phototropismus der positiv geotropischen Zonen des Hypokotyls und über das Stemmorgan bei Cucurbitaceen.

Von

Adolf Sperlich.

Mit 44 Textfiguren.

Einleitung.

Die allgemein bekannte Einkrümmung des Gipfels von Hypo- und Epikotylen, deren biologische Bedeutung darin liegt, den Achsenvegetationspunkt mit seinen zarten lateralen Bildungen beim Durchbrechen des Bodens vor Verletzung zu schützen, ist seit Sachs schon mehrfach auf ihre Ursachen geprüft worden. Sachs[1]) selbst hielt sie für eine vom Lichte und der Gravitation unabhängige, „reine Nutationskrümmung". 1877 glaubte Haberlandt[2]) nachgewiesen zu haben, daß bei *Helianthus* die Last der Kotyledonen und des Perikarps von großem Einflusse auf die Krümmung des schwachen Hypokotylgipfels sei. Nachdem 1878 Wiesner[3]) bei der Analyse der Krümmungserscheinungen sich streckender Internodien die in Frage kommende Krümmung als spontan bezeichnet hatte, zeigte Wyplel 1879[4]) durch Belastungsversuche, daß der

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., Leipzig 1874, S. 828.

2) Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze, Wien 1877, S. 72 u. 75.

3) Wiesner, Die undulierende Nutation der Internodien. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, LXXVII, I. Abt., 1878, S. 16.

4) Wyplel, Beiträge zur näheren Kenntnis der Nutation. Österr. bot. Zeitschr., 1879, Nr. 1 u. 2.

Keimstengel erst durch die Gegenwirkung einer Last, welche das Dreißigfache des Gewichtes der Kotyledonen beträgt, in seiner Krümmungstätigkeit gehindert werde, somit unmöglich durch die Last der Keimblätter gekrümmt sein könne. Das Jahr 1881 brachte die deutsche Übersetzung von Ch. Darwins Bewegungsvermögen der Pflanzen[1]) und Wiesners gleichnamigem Werk[2]). Beide Forscher schließen sich rücksichtlich der Gipfelkrümmung bei Keimlingen der Sachsschen Auffassung an: sie sei auf innere, erblich übernommene Ursachen zurückzuführen, schreibt Darwin und Wiesner, den Versuche mit anderen Objekten überzeugt hatten, daß Zug und Druck von Einfluß auf die Krümmungstätigkeit jugendlicher Pflanzenorgane sei, schließt das Nicken von Epikotylen und Hypokotylen aus der Reihe der Belastungsphänomene aus. Ohne die Versuche und Ergebnisse Wyplels zu kennen, veröffentlichten 1882 unabhängig voneinander Dufour[3]) und Vöchting[4]) Versuche mit Hypokotylen von *Helianthus annuus*. Dufour findet, daß die sowohl rücksichtlich des Beginnes als auch des Grades individuell sehr verschiedene Krümmung bei langsamer Rotation um die horizontale Klinostatenachse ebenso auftritt wie bei kontinuierlich einseitig wirkender Schwerkraft, daß sie eine Gegenwirkung von 2—3 g mit Leichtigkeit, eine solche von 4—9 g noch merklich überwindet, daß aber doch, was die Krümmungsebene anbelangt, in gewissen Fällen die Lastwirkung der Kotyledonen mit im Spiele sei. Wir werden bald sehen, daß Dufours Ansicht über die Lastwirkung einer irrigen Deutung seiner betreffenden Versuche entspringt.

Vöchting war der erste, der auf Grund von Parallelversuchen auf dem Klinostaten und unter normalen Vegetationsbedingungen für die Gipfelkrümmung des Hypokotyls eine partielle Mitwirkung von positivem Geotropismus gefordert hat. Er beobachtete bei Keimlingen auf dem Klinostaten eine Abweichung von 45 bis 60 Graden von der Vertikalen, bei normal wachsenden Pflanzen

1) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, übersetzt von I. V. Carus, Stuttgart 1881.

2) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, eine kritische Studie über das gleichnamige Werk von Ch. Darwin nebst neuen Untersuchungen. Wien 1881.

3) Dufour, Études d'anatomie et de physiologie végétales. Züricher Inauguraldissertation, Lausanne 1882, III. La nutation des jeunes plantes.

4) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882, S. 186, Die Nutation dikotyler Keimpflanzen.

eine solche von 90 und mehr Graden. Belastungsversuche zeigten, daß die bei der Nutation verwendete Kraft befähigt ist, das Neunfache des Gewichtes von Samenschale, Kotyledonen und Plumula emporzuziehen. Aus Vöchtings Versuchen kann sich nur die von ihm selbst gezogene Schlußfolgerung ergeben: die stärkere Krümmung des Hypokotylgipfels bei normal wachsenden Keimlingen beruht auf dessen positiv geotropischem Reaktionsvermögen.

In einer zwei Jahre nachher erschienenen Arbeit von Rimmer[1]), der allem Anscheine nach Vöchtings Publikation nicht gekannt hat, wird dem Einflusse der Belastung durch die Kotyledonen bei der zum Teil „spontan" erfolgenden Nutation des Hypokotyls von *Helianthus, Cucurbita* und *Phaseolus vulgaris* neuerdings Bedeutung beigemessen. Rimmer führt den kleineren Krümmungswinkel der Keimlinge auf dem Klinostaten und die Tatsache, daß die Krümmung nicht selten bei gleichmäßiger Rotation ganz ausbleibt, darauf zurück, daß den rotierenden Pflanzen die kontinuierlich wirkende Belastung durch die Kotyledonen abgeht, eine Erklärung, die um so befremdlicher erscheint, als dem Autor Wyplels erste Belastungsversuche bekannt waren. Dem gleichen Irrtum der Deutung ist übrigens auch Dufour einmal verfallen, der doch aus eigenen Versuchen den Einfluß der Belastung und den Kraftaufwand bei der Krümmung kennen gelernt hatte. Die Tatsache, daß horizontal gelegte junge Keimlinge von *Helianthus* bei Verhinderung der Aufkrümmung ihren Gipfel unabhängig von der relativen Lage der Kotyledonen zur Horizontalen stets nach abwärts wenden, erklärt er, wie schon oben angedeutet wurde, durch die Lastwirkung der Kotyledonen verursacht[2]).

Auch die Entstehung des scharfen Knies am Kotyledo, welches bei der Keimung vieler Monokotyledonen den Erdboden durchbricht, ist verschieden erklärt worden. Nach Sachs, der 1863[3]) die erste ausführliche Beschreibung des Keimvorganges bei der Küchenzwiebel veröffentlicht hat, ist das Knie in seiner Anlage eine positiv geotropische Krümmnng des Kotyledo, nach Rimmer eine spontane, von äußeren Einflüsssen unabhängige Bewegung[4]).

---

1) Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsber. der Wiener Akademie, LXXXIX, I. Abt., 1884.

2) Dufour, a. a. O., S. 34—35.

3) Sachs, Über die Keimung von *Allium Cepa.* Botan. Zeitung, 1863.

4) Rimmer, a. a. O., S. 420.

Neubert hat 1903[1]) sowohl die Bildung des Knies als auch dessen spätere Ausgleichung bei *Allium*-Arten, *Hyacinthus*, *Galtonia*, *Bowiea* und *Agave* experimentell geprüft und gefunden, daß die Nutationskrümmung des Keimblattes in ihrer Anlage autonom erfolge und an ihrer weiteren Ausgestaltung der negative Geotropismus, welcher die Krümmungsebene bestimmt, und die Beschaffenheit des Substrates beteiligt seien.

Wenn wir uns bemühen, aus den mitgeteilten Beobachtungen und Ergebnissen ein Urteil über die bei der Keimung auftretenden Krümmungserscheinungen des Keimstengels und -blattes zu formen, so könnte dies lauten, wie folgt:

Bei den bisher untersuchten Typen sind die in Frage kommenden Nutationskrümmungen allem Anscheine nach durch innere, dem Experimente jetzt unzugängliche Ursachen hervorgerufen, sie erfolgen autonom; für gewisse Fälle ist eine Beeinflussung durch den Schwerkraftsreiz hinsichtlich des Krümmungsgrades (*Helianthus*-Vöchting) und der Krümmungsrichtung (*Helianthus*-Dufour, *Allium*-Neubert) festgestellt; eine Beeinflussung durch die Lastwirkung freier oder von Frucht- oder Samenhüllen eingeschlossener Terminalknospen kommt nicht in Betracht (Belastungsversuche von Wyplel, Dufour und Vöchting).

Über den Einfluß anderer Faktoren auf die Krümmung liegen auch Untersuchungen vor. Wortmann wollte 1882[2]) gefunden haben, daß Licht von bestimmter Intensität die Gipfelkrümmung des Epikotyls von *Phaseolus multiflorus* verhindere, Rimmer hat dies bestritten, jedoch zugegeben, daß die Dauer der Einkrümmung im Etiolement größer ist als bei kontinuierlicher Beleuchtung[3]). Aus neuerer Zeit stammen Befunde O. Richters. Er konnte zunächst bei *Helianthus*[4]), dann bei *Vicia sativa* und *villosa*[5]) beobachten, daß unter Einwirkung von Laboratoriumsluft die Gipfelkrümmung bedeutend verstärkt wird. Ohne Rücksicht auf die

---

1) Neubert, Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903.

2) Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*. Botan. Zeitung, 1882.

3) Rimmer, a. a. O., S. 407.

4) O. Richter, Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXI, 1903, S. 191.

5) O. Richter, Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1909, S. 491, 493, 495.

Beschaffenheit der Luft wirken, wie der genannte Forscher an *Vicia villosa* feststellen konnte, gelbe Strahlen auf die Einkrümmung des Gipfels auflösend, blaue Strahlen verstärkend[1]. Schließlich sei noch beigefügt, daß nach Richter auch dem Sägemehl entstammende Riechstoffe die Terminalkrümmung des Wickenkeimstengels hemmen[2].

Die Kenntnis über die geotropische Reaktionsfähigkeit und das Wachstum von Hypokotyl und Kotyledo hat durch die im Vorjahre veröffentlichten Untersuchungen Schützes[3] eine wesentliche Förderung erfahren. Schon 1877 hatte Haberlandt[4] für den Hypokotyl in den ersten Stadien der Keimung positiven Geotropismus angenommen; eine experimentelle Prüfung erfolgte jedoch erst 1901 durch Copeland[5], der übrigens aus seinen Versuchen ableiten zu können glaubte, daß die positiv geotropische Reaktion in Hypokotyl und Kotyledo von der reizperzipierenden Wurzelspitze abhänge. Schütze hat Copelands Ergebnisse nachgeprüft und auch nach Dekapitation oder Entfernung der Wurzel positiv geotropische Reaktionen des Hypokotyls dikotyler Keimpflanzen und des Keimblattes von *Yucca angustifolia* und *Phoenix dactylifera* erhalten. Für die Frage nach dem Zustandekommen der Gipfelkrümmung am Keimstengel ist jedoch ein anderes Resultat Schützes von Bedeutung: der Hypokotyl einer Anzahl dikotyler Pflanzen behält vom Augenblicke an, da sich in seiner Basis der geotropische Stimmungswechsel vollzogen hat, in seinen apikalen Teilen die ursprüngliche positiv geotropische Stimmung durch einige Zeit hindurch bei[6].

Mit Rücksicht auf dieses Ergebnis schien eine Nachprüfung über den Einfluß der Schwerkraft auf die Krümmungserscheinungen bei Keimstengeln und -blättern am Platze, zumal die betreffenden Untersuchungen bisher mit wenigen und fast stets denselben Versuchsobjekten ausgeführt worden waren und temporäre Anisotropien

1) A. a. O., S. 491, 495.

2) O. Richter, Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Medizin. Klinik, Jahrg. 1907, Nr. 34, S. 8.

3) Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVIII, 1910.

4) Haberlandt, a. a. O., S. 23, Anmerkung.

5) Copeland, Positive Geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanical Gazette, 31, 1901.

6) A. a. O., S. 410 ff.

pflanzlicher Organe gerade in bezug auf den Schwerkraftsreiz verhältnismäßig häufig konstatiert wurden[1]). Auf den folgenden Blättern finden sich eigene Versuche über die Frage mitgeteilt, wobei ich bestrebt war, möglichst viele Typen aus dem gesamten Systeme der Samenpflanzen zu berücksichtigen. Daß hierbei nur willige, von möglichst wenig äußeren Einflüssen abhängige Keimer in Betracht kommen konnten, ist selbstverständlich. Neben der Schwerkraft wurden auch andere Faktoren, vor allem solche, die in freier Natur eine Rolle spielen, in Rechnung gezogen: das diffuse Tageslicht, mechanische Wachstumshemmungen durch die Schutzhüllen der Keimlinge und durch das Substrat. Bei dieser Gelegenheit mußte auch dem geburtshelfenden Organe an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel, das bei der Keimung von Samen verschiedener Familien in Aktion tritt, einige Aufmerksamkeit geschenkt werden. Endlich wurden Versuche über die phototropische Reaktion des Keimstengels während seiner positiv geotropischen Stimmungsperiode angestellt, die ein bisher unbekanntes Reaktionsvermögen dieses Organs ergeben haben.

In der negativ geotropisch gestimmten Streckungszone der Keimstengel auftretende Krümmungen, Hauptindikatoren bei den erfolgreichen Forschungen der letzten Jahre über pflanzliche Reizvorgänge, fanden bei dieser Untersuchung nur dann Berücksichtigung, wenn sie zu der terminalen oder zu der primären Einkrümmung in Beziehung stehend erkannt wurden.

Die Versuche, die, weit davon entfernt, erschöpfend zu sein, der vorliegenden Abhandlung zugrunde liegen, wurden im botanischen Institute der Universität Leipzig im Wintersemester 1910/11 während eines sechsmonatlichen Aufenthaltes ausgeführt, der mir durch das Entgegenkommen des k. k. österreichischen Ministeriums für Kultus und Unterricht ermöglicht wurde. Herrn Geheimem Rate, Prof. Dr. Pfeffer, welcher die Arbeit angeregt und meine Versuche mit wohltuendem Interesse bis zum Abschlusse verfolgt hat, wiederhole ich meinen herzlichsten Dank.

Bemerkungen zur Methode.

Die Mehrzahl der Keimlinge wurde in mittelfein gesiebter Gartenerde gezogen. Das Pflanzen der Samen oder Früchte er-

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig 1904, II, S. 391.

folgte stets mit Berücksichtigung der Lage des ruhenden Embryos im Samen. Bei Tongeschirren, die auf dem Klinostaten mehrere Tage hindurch rotieren sollten, wurde zur Vermeidung von Einflüssen der einseitig wirkenden Schwerkraft dafür Sorge getragen, daß eine ausgiebige Durchfeuchtung der Erde ohne die geringste Unterbrechung der Rotation erfolgen konnte. Zu diesem Zwecke legte ich vor der Füllung mit Erde rings um das Bodenloch der Gefäße gerollte Kieselsteine entsprechender Höhe eng aneinander, darüber ein Stück Gaze, welches das Eindringen von Erde in den untersten Teil des Geschirres zu verhindern hatte. Dadurch war ein Raum geschaffen, in den bei horizontaler oder inverser Stellung der Töpfe mit Hilfe einer Pipette täglich ein- bis zweimal eine bestimmte Wassermenge allmählich durch das Bodenloch eingeführt werden konnte. Die Rotation besorgte ein gleichmäßiges Eindringen dieser Wassermenge in die Erde. Es werden einige Versuche, die im folgenden besprochen werden, zeigen, wie bedeutungsvoll die Wasserversorgung für den Grad der Gipfeleinkrümmung bei Keimlingen ist. Handelte es sich um die Verfolgung der ersten Streckungstätigkeit des Embryos oder seiner Befreiung von Samen- oder Fruchthüllen, so mußte zur Kultur in feuchtem Raume geschritten werden. Hierbei kamen die üblichen Behelfe in Anwendung. Die Fixierung der Embryonen und Samen erfolgte auf Kork und je nach Größe entweder mittels gewöhnlicher Stecknadeln oder mit Insektennadeln kleinsten Durchmessers. Samen oder Früchte, die infolge ihrer Kleinheit oder der Härte ihrer Hüllen ohne Schädigung des Embryos nicht leicht gespießt werden konnten, wurden zwischen Hollundermark in geeigneter Weise eingekeilt, wobei darauf zu achten war, daß Hypokotyl und Wurzel beim Hervorbrechen kein Hindernis in den Weg trete. Zur Hintanhaltung von Schädigungen chemischer Natur wurden sämtliche zur Verwendung gelangende Korkstücke zuvor mit Paraffin gründlich durchtränkt und überzogen. Für den Klinostaten kamen weite zylindrische Gefäße verschiedener Größe in Anwendung, deren Wände zur Ermöglichung der Beobachtung nicht vollständig mit feuchtem Filtrierpapier bekleidet wurden. Am Verschlußkork befestigte ich zentral ein zylindrisches Korkstück zur Anbringung der Keimlinge oder Samen. Das feuchte Filtrierpapier oder die feuchte Watte, welche jeden einzelnen Embryo und Samen oder bei kleinen Objekten das entsprechende Hollundermarkstück umgab, wurde radial bis an den Rand des Verschlußkorkes gezogen und hier

befestigt. Bei der Rotation um die zur Längsachse der Gefäße parallele horizontale Klinostatenachse tauchte nacheinander je ein Streifen Filtrierpapier oder Watte in das mitrotierende Wasser, so daß auch bei längerer Dauer des Versuches den Objekten konstant Wasser zuströmen konnte. Bei größeren Keimlingen wurde überdies für Durchlüftung gesorgt. Diese hatte besonders bei *Cucurbita* einen sichtlich günstigen Einfluß. Durch den Verschlußkork wurden zwei Glasröhren gesteckt, in welchen sich konstant feucht gehaltene Filtrierpapierstreifen befanden; durch eine der Röhren wurde ein- oder zweimal des Tages mit einem Kautschukgebläse kurze Zeit Luft eingeblasen. So entsprach die Beschaffenheit der Atmosphäre in den rotierenden Zylindern den Verhältnissen der feuchten Kammern in normaler Stellung, die anläßlich jeder genaueren Beobachtung eine Lufterneuerung erfahren mußten. Sollte der Einfluß einseitiger Schwerewirkung und das Verhalten bei Ausschaltung dieser nach Keimungsbeginn untersucht werden, so wurden die Samen oder Früchte in feuchtem lockerem Sägemehl möglichst in wurzelrechter Stellung angekeimt. Die Überpflanzung in Erde erfolgte, nachdem das Würzelchen eine Länge erreicht hatte, die eine sichere Fixierung im Erdboden möglich machte. Bemerkungen über die Freipräparation des Embryos, die unter Wahrung normaler Ernährungsbedingungen selbstverständlich nur dann ausgeführt werden kann, wenn kein eigenes Nährgewebe vorhanden ist, würden zu weit führen; nur soviel sei angedeutet, daß sich bei jedem Samen, bezw. jeder Frucht durch die Übung bestimmte Kunstgriffe ergeben, die ein rasches und doch sicheres Arbeiten gewährleisten.

Zur Ausschaltung des einseitigen Schwerereizes dienten zwei elektrisch betriebene Klinostaten, von denen der eine im Tageslichte, der andere im Dunkelraum arbeitete. Diese Klinostaten, die schon seit einiger Zeit im Leipziger Institute in Gebrauch sind, wurden nach Angaben Prof. Pfeffers vom Mechaniker Hugo Heder zu Leipzig angefertigt und können als überaus praktische und leistungsfähige Apparate bezeichnet werden. Es genüge der Hinweis, daß beide Apparate mit einer kurzen Unterbrechung von vier Tagen, die zur Reinigung diente, von Mitte Oktober bis Ende März durch Tag und Nacht in Tätigkeit waren, ohne zu versagen. Ein einziges Mal ergab sich zu einem unwillkommenen Zeitpunkte die Notwendigkeit, bei einem Motor die Bürsten zu erneuern, was leicht hätte vermieden werden können, wenn anläßlich der Reinigung daran gedacht worden wäre.

Fig. 1 zeigt einen dieser kompendiösen Apparate in etwa $^1/_8$ natürlicher Größe. Auf einer quadratischen Fußplatte ruht abnehmbar befestigt der Motor *m* mit dem Räderwerke, das zur Reduktion der Geschwindigkeit des Motors dient. Der Motor, Gleichstrommodell GM 2 ($^1/_{10}$ HP) von Siemens-Schuckert, macht, an die auf 110 Volt gespannte Institutsleitung angeschlossen, bei Einschaltung einer Widerstandslampe (*w*) von 10 Kerzen 2280 bis 2580 Umdrehungen in der Minute. Die Achse des Motors trägt eine Schraube ohne Ende (Schneckenrad), in welche die Zähne des Rades *a* eingreifen. Dieses verlangsamt mit 60 Zähnen die Bewegung auf 38 bis 43 Umdrehungen in der Minute. Seine Achse trägt ebenfalls eine Schraube ohne Ende — sie ist in der Figur durch das Rad *a* gedeckt und daher nicht sichtbar —; in diese greift das Rad *b*, das 50 Zähne besitzt. Die Achse des Rades *b* überträgt schließlich durch das kleine 20-zähnige Rad *c*, welches in das 100-zähnige Rad *d* greift, die Bewegung auf die Achse des Rades *d*, die zugleich Achse des Transmissionsrades *e* ist. Die Bewegung von *e* ist demnach $^1/_{50} \times ^1/_5 = ^1/_{250}$ der Bewegung von *a* oder *e* braucht bei dem genannten Widerstande zu einer Umdrehung 5 Min. 48 Sek. bis 6 Min. 34 Sek. Für die Transmissionsschnur sind am Rade *e* zwei Rillen vorgesehen, deren Umfänge sich verhalten wie 2 : 1. Die kleinere Rille ist in der Figur durch das Achsengestell verdeckt. Mittels Schnur wird die Bewegung von *e* auf die Klinostatenachse übertragen, die auf zwei soliden Lagern ruht. Auch das Rad *f* der Klinostatenachse hat zwei Rillen für die Transmission, deren Umfänge sich wie 2 : 1 verhalten. Wie aus der Figur ersichtlich ist, entspricht der große Umfang von *e* dem kleinen Umfang von *f*. Durch diese Einrichtung kann die Umdrehungsgeschwindigkeit der Klinostatenachse in drei verschiedene Relationen zur Geschwindigkeit von *e* gebracht werden. Durch Variierung des Widerstandes ist überdies eine weitgehende Veränderungsmöglichkeit der Geschwindigkeit von *e* gegeben. Für meine Versuche kam durchwegs die in der Figur dargestellte Adjustierung in Anwendung. Da nach angestellten Messungen der kleine Umfang von *f* nicht ganz genau dem großen Umfang von *e* entspricht, sondern sich zu diesem verhält wie 6,5 : 7,6, so war die Geschwindigkeit der Klinostatenachse gegenüber der Geschwindigkeit von *e* etwas beschleunigt. Als Durchschnittszeit für eine Umdrehung der Klinostatenachse wurde 5 Minuten festgestellt. Mit Rücksicht auf die Stromschwankungen, die besonders in den

Abendstunden auftreten und in den oben angegebenen Umdrehungszahlen des Motors ihren Ausdruck finden, mußte eine größere Geschwindigkeit gewählt werden: sie gewährleistet auch beim Sinken der Stromstärke immer noch einen Gang, der unwillkommene geotropische Reaktionen hintanhält. Das Rad *g* dient zur Spannung

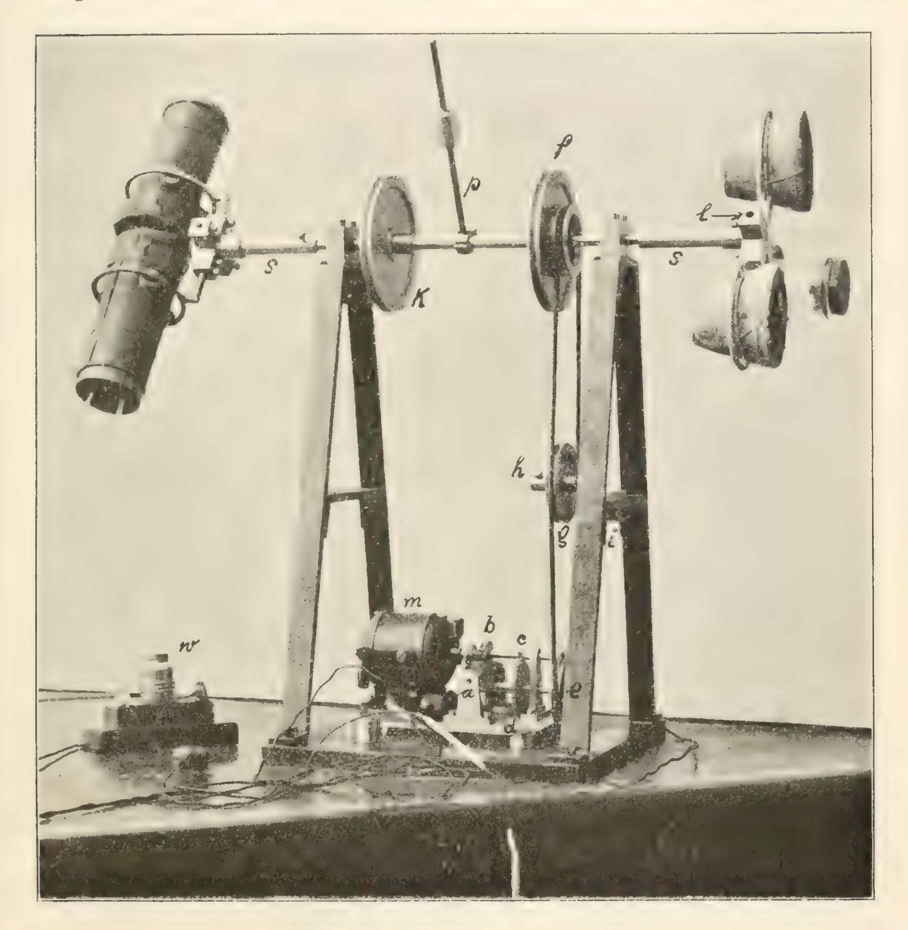


Fig. 1. Erklärung im Text.

des Riemens; es ist in seiner Achse mittels der Schraube *h* und senkrecht darauf mittels der Schraube *i* verstellbar. Kommen zwei Klinostaten in ein und demselben Raume zur Anwendung, so kann der zweite Apparat mit einer Schnur, die um das Rad *k* und das entsprechende Rad des zweiten Apparates läuft, in Tätigkeit gesetzt werden.

An die Klinostatenachse werden beiderseits Ansatzstücke (*s*) festgeschraubt, von welchen jedes vier Ringe zum Tragen der Gefäße aufnehmen kann. Die Ringe sind in zweierlei Größe (10 und 12 cm Durchmesser) und zweierlei Ausführung vorhanden. Sollen Gefäße parallel zur Achse rotieren, so kommen die auf der rechten Seite der Figur ersichtlichen Ringe in Anwendung. Diese haben ein solides Tragstück, das in das Loch *l* genau hineinpaßt und mit zwei Schrauben, die in entsprechende Vertiefungen des Stückes greifen, vollkommen unbeweglich festgemacht werden kann. Für die Rotation senkrecht zur Achse sind die auf der linken Seite der Figur dargestellten Ringe mit rechtwinklig geknickten Tragstücken vorgesehen. An der inneren Peripherie jedes Ringes befinden sich drei kurze Zapfen zur Fixierung des Gefäßes. Tongeschirre werden im Ringe mit Bindfaden unbeweglich befestigt, Glaszylinder und kleine Tongefäße durch Korkstücke, die man zwischen Gefäßwand und Ringzapfen fest einklemmt und bei schwereren Gefäßen zur Vermeidung des Rutschens überdies mit einem Klebmittel an die Gefäßwand festmacht.

Vor Beginn der Rotation muß sehr genau darauf geachtet werden, daß sich das ganze System im indifferenten Gleichgewichte befinde. Zur Herstellung dieses Zustandes dient die Hebelstange *p*, die an die Achse in jeder beliebigen, durch die Lage des Schwerpunktes gegebenen Stellung festgeklemmt werden kann und auf welcher zwei Laufgewichte verschiebbar sind. In der Figur liegt das kleinere auf der Bodenplatte des Apparates neben dem Motor. Bei meinen Versuchen ließ ich in Fällen, wo durch exzentrische Lage des Schwerpunktes verursachte Störungen im Gange des Apparates nicht schon an den Versuchsobjekten selbst erkenntlich sein konnten, ein Gefäß mit Objekten bekannter geotropischer Reaktion mitrotieren, um mich zu überzeugen, ob der Apparat während seiner Tätigkeit eine Summation gleichgerichteter Schwerkraftsimpulse zuließ[1]). Der Gang des Apparates ist dank der exakten Ausführung der Radzähne ein völlig einwandfreier, wenn man dafür sorgt, daß sämtliche Lager und Zahnräder gut geschmiert werden, wenn Hebelstange und Laufgewichte mit größter Genauigkeit eingestellt, die Schrauben in entsprechender Weise angezogen wurden und die Transmissionsschnur die richtige Spannung hat.

---

1) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905.

Zur Vermeidung des Rostens empfiehlt sich beim Arbeiten in einer Atmosphäre von größerer Feuchtigkeit das Einfetten aller blanken Eisenteile mit Vaseline.

An dem Apparate, der besonders in Fällen, wo es sich um lang andauernde Rotation oder um gleichzeitige Rotation einer größeren Anzahl von Gefäßen handelt, von ganz besonderem Vorteil ist, ließen sich mit Leichtigkeit noch weitere Modifikationen durchführen. So könnte an einer Seite der Achse durch Anbringung eines Kugelgelenkes die Schiefstellung eines durch ein Rollenpaar gestützten Achsenstückes ermöglicht werden. Bei entsprechender Umgestaltung des Gestelles ließe sich auch statt des einfachen

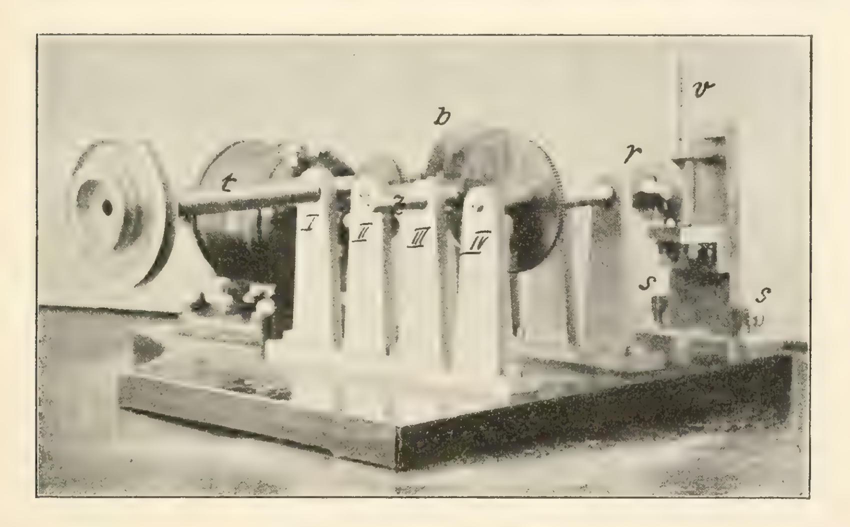


Fig. 2. Erklärung im Text.

Räderwerkes der in Fig. 2 dargestellte Apparat verwenden. Es ist dies ein gleichfalls nach Angaben Prof. Pfeffers vom Mechaniker Hugo Heder ausgeführter Universalrotationsapparat, der bei gleichem Widerstande vier verschiedene Umdrehungsgeschwindigkeiten ermöglicht und an dessen horizontalen Rotationsachsen überdies bei Bedarf eine vertikale Achse angeschlossen werden kann.

Die Achse des Motors (das gleiche Modell wie beim vorher beschriebenen Apparate) trägt eine Schraube ohne Ende, in welche das 60-zähnige Rad der Achse I greift. Hierdurch wird die Sekundengeschwindigkeit des Motors in Minutengeschwindigkeit verwandelt. Achse I trägt ein kleines, in der Figur nicht sichtbares

Zahnrad mit 20 Zähnen, in welches das große 120-zähnige Rad *b* der Achse II greift. In gleicher Weise wird die Bewegung von Achse II auf Achse III und endlich von dieser auf Achse IV übertragen. Es läuft demnach jede Achse sechsmal langsamer als die vorhergehende. Die Achsen sind abwechselnd bald über das linke, bald über das rechte Lager hinaus verlängert; auf dem Zapfen *z* kann entweder das Stück *t* mit dem Transmissionsrade oder das Stück *r*, dessen Zahnrad die Bewegung auf die vertikale Achse *v* überträgt, angeschraubt werden. Das Lager der vertikalen Achse ist verstellbar; es läßt sich mittels der Schrauben *s*, die in Löcher der Fußplatte passen, vor jeder der vier horizontalen Achsen festmachen.

Die Versuche mit diffusem Tageslichte wurden im Experimentiergewächshause, das an die Südseite des Institutes angebaut ist, vorgenommen. An klaren Tagen mußte die direkte Sonnenbestrahlung der Objekte durch Schattendecken verhindert werden. Die Temperatur schwankte im allgemeinen zwischen 18 und 24° C, erreichte aber an einzelnen besonders hellen und warmen Tagen in den Mittagsstunden 30°. Die Luftfeuchtigkeit betrug 50—60 %. Versuche bei Lichtabschluß wurden im Dunkelzimmer des Institutes vorgenommen. Über die Beheizung und Einrichtung zur Erzielung einer möglichst gleichmäßigen Luftfeuchtigkeit in diesem Raume hat seinerzeit v. Guttenberg berichtet[1]). Die Temperatur schwankte hier zwischen 21 und 24° C, die Luftfeuchtigkeit zwischen 48 und 55 %. Mit Rücksicht auf die bald größere, bald kleinere Empfindlichkeit der Keimlinge gegen Verunreinigungen der Luft, die durch Untersuchungen Molischs, Neljubows und besonders O. Richters[2]) bekannt wurden, sei folgendes bemerkt:

Das Aussehen der Keimlinge im Dunkelraume war durchwegs ein normales, Epikotyle von *Vicia sativa* reagierten prompt geotropisch, die Zirkumnutationen traten nach Erreichung einer bestimmten Länge der Keimstengel in aller Stärke zutage[3]) und

1) Von Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1907, S. 200—201.

2) O. Richter, Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. der Wiener Akad., CXV, Abt. I, 1906; hier auch die übrige Literatur über den Gegenstand.

3) O. Richter, Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft, a. a. O., S. 193 und Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus, a. a. O., Taf. XV, Fig. 8 und 9.

Pisum-Epikotyle zeigten in normal aufgestellten Töpfen niemals jene eigentümliche horizontale Wachstumsrichtung, die nach Neljubow auf einem durch Leuchtgas (Äthylen) verursachten geotropischen Stimmungswechsel[1]), nach O. Richter darauf beruhen soll, daß die durch Leuchtgas verunreinigte Atmosphäre den negativen Geotropismus des Stengels unterdrückt und sein autonomes Krümmungsbestreben unbeeinflußt zutage treten läßt[2]). Obwohl es nach diesen Tatsachen keinem Zweifel unterlag, daß die Luft des dunklen Versuchsraumes wenigstens in dem Maße rein war, daß die Versuchsergebnisse richtig gedeutet werden konnten, wurden doch anläßlich der Beantwortung mancher Frage wenigstens einmal Parallelversuche im Gewächshause unter Dunkelstürzen oder in verdunkelten Gefäßen angestellt, die in allen Fällen ebenso ausfielen wie im Dunkelzimmer[3]). Ergab sich die Notwendigkeit, Samen im Wärmezimmer des Institutes anzukeimen oder sollte in diesem Raume, dessen Atmosphäre nicht einwandfrei schien, der Einfluß höherer Temperatur auf die Krümmungstätigkeit untersucht werden, so wurden die betreffenden Versuchsgefäße stets unter Glasglocken gestellt, die reine Gewächshausluft enthielten.

Bei der Untersuchung über die phototropischen Reaktionen des Keimstengels in den ersten Streckungsstadien kam neben dem Tageslichte auch künstliche Beleuchtung in Anwendung. Die betreffenden Versuche wurden im Dunkelzimmer unter Benutzung eines schon von Guttenberg[4]) beschriebenen Apparates ausgeführt, der es gestattet, gleichzeitig und unabhängig voneinander vier Versuchsgefäße mit einer einzigen Lichtquelle einseitig zu beleuchten. Als Lichtquelle diente eine Wolframlampe von 32 Kerzen, deren Leuchtkraft, wie eine photometrische Bestimmung nach Abschluß der Versuche ergab, ziemlich konstant geblieben. Die Objekte wurden in einer Entfernung von 60 cm aufgestellt; in dieser Ent-

---

1) Neljubow, Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXIX, 1911.

2) O. Richter, Die horizontale Nutation. Sitzungsber. der Wiener Akademie, CXIX, Abt. 1, 1910.

3) Zur Zeit meiner Versuche waren die Untersuchungen von Molisch über den Einfluß des Tabakrauches auf die Pflanze (Sitzungsber. d. Wiener Akad., CXX, Abt. I, 1911) noch nicht veröffentlicht. Da mir eine Beeinflussung der Keimlinge durch Rauchluft, wie sie durch Molischs Versuche nunmehr festgestellt worden ist, nicht unmöglich schien, sorgte ich dafür, daß in beiden Versuchsräumen nicht geraucht wurde.

4) Von Guttenberg, a. a. O., S. 204—205.

fernung zeigte das Thermometer mit geschwärzter Kugel nach 24-stündiger Bestrahlung eine Temperaturerhöhung von $1^1/_2{}^0$ gegenüber der Temperatur des Raumes. Die küvettenartigen Gefäße, welche zur Aufnahme der Keimlinge bei Kultur in feuchtem Raume dienen sollten, wurden zur Vermeidung von Reflexen an den schmalen Seitenwänden und an der Rückwand innen mit einer Mischung von Beinschwarz und alkoholischer Schellacklösung gestrichen und hierauf durch längere Zeit in freier Luft getrocknet. Dasselbe geschah mit den zylindrischen Gefäßen, die für die Rotation senkrecht zur Klinostatenachse bestimmt waren. Hier wurde ein Stück der Glaswand in Form eines langgestreckten Rechtecks für den Lichtzutritt freigelassen. Zur Befestigung der Embryonen und Samen diente ein geschwärztes prismatisches Korkstück, dessen Länge der Lichtlücke in der Wand entsprach. Es wurde von einem der Prismenhöhe nach durchgesteckten Glasstabe getragen, der an einem Ende in der Mitte des Verschlußkorkes festgemacht war. Auch in diesen Gefäßen richtete ich die feuchten Filtrierpapier- oder Wattestreifen, welche die einzelnen Objekte umgaben, so, daß sie zeitweise in das mitrotierende Wasser tauchen mußten und sich dadurch konstant feucht hielten.

Die Beobachtung der Versuche erfolgte während des Tages mehrmals, die Protokollierung der Befunde jedoch meist nur einmal, da es sich im Verlaufe der Arbeit zeigte, daß die Veränderungen bei den in Frage kommenden Nutationen in langsamem Tempo vor sich gehen. Gewöhnlich wurde die jeweilige Situation jedes einzelnen Objektes möglichst getreu skizziert. Bei einfachen Krümmungen, die eine schematische Skizzierung des ganzen Keimstengels entbehrlich machten, stellte ich die Krümmung als Projektion auf eine Ebene dar, die senkrecht auf die Hauptwachstumsrichtung des Stengels gedacht ist, und benutzte zur Charakterisierung der Richtung und des Grades eigene Zeichen. Ein solches Protokoll ist auf S. 528 u. 529 in vereinfachter Form wiedergegeben. Diese Art der Darstellung beansprucht wenig Raum und Zeit und hat überdies den Vorteil großer Übersichtlichkeit; leider ist sie bei komplizierten Krümmungen ohne Schädigung der Übersichtlichkeit nicht anwendbar. Die im folgenden mitgeteilten Versuchsprotokolle sind fast durchwegs aus den in Form von Skizzen gehaltenen Originalprotokollen zusammengestellt, wobei ich hin und wieder bei starken individuellen Verschiedenheiten zur statistischen Methode greifen mußte. Von einer ganz exakten und rein objektiven Dar-

stellung der Bewegung, sei es mit Hilfe der einfachen Methoden Darwins oder Wiesners, sei es mit Hilfe der feinen neueren Registrierapparate Pfeffers, konnte und mußte abgesehen werden. Eine solche Darstellung ist zur Beantwortung der gestellten Fragen nicht nötig und sagt mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Lagenveränderung eines bestimmten Punktes am Gipfel des Keimstengels durch das in den einzelnen Zonen des Stengels verschieden gerichtete Wachstum hervorgerufen wird, über die Tätigkeit der Gipfelzone nichts Bestimmtes aus.

Das Samenmaterial für die Versuche stammt zum größten Teile aus dem Leipziger Botanischen Garten; Herr Garteninspektor W. Mönkemeyer stellte mir bei der Auswahl leicht keimender Typen Erfahrungen aus seiner Gartenpraxis zur Verfügung, wofür ich ihm bestens danke.

I. Versuche mit *Helianthus annuus* L.

A. Hat die Schwerkraft als Reiz auf die Gipfelkrümmung des Hypokotyls und auf die Ausgleichung dieser einen Einfluß und wie verlaufen die betreffenden Nutationen bei Aufenthalt in diffusem Tageslichte, wie im Dunkeln?

Es seien zunächst zwei Versuchsreihen angeführt, bei welchen aus möglichst normal gepflanzten Früchten erwachsene Keimlinge von dem Augenblicke an beobachtet wurden, da die von der Fruchthülle umschlossenen Kotyledonen vollständig über dem Boden erschienen. In der ersten Versuchsreihe begann die Klinostatenrotation zu dem soeben genannten Zeitpunkte, in der zweiten Reihe gleich nach dem Pflanzen der Früchte.

Versuch 1.

10 Geschirre wurzelrecht bepflanzt, 2 vertikal im Lichte, 4 vertikal im Dunkeln; nachdem sich einige Keimlinge etwas über die Erde emporgehoben hatten (28. X.), kamen 2 weitere Gefäße auf den Dunkelklinostaten, 2 auf den Klinostaten im Lichte. Dauer des Versuches: 28. X.—2. XI.

		Licht		Dunkel			
	Gefäß	I	II	I	II	III	IV
Es erscheinen über der Erde in 3 aufeinanderfolgenden Tagen		10	14	10	11	9	10
gekrümmt		8	11	9	8	9	10
gerade oder nahezu gerade		2	3	1	3	θ	θ
Diese krümmten sich	am nächsten Tage	θ	1	θ	3	—	—
	nach 2 Tagen	2	θ	θ	θ	—	—
	nach 3 Tagen	θ	θ	1	θ	—	—
	überhaupt nicht	θ	2	θ	θ	—	—
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtungzseit bei		3	4	4	5	2	7
Maximum der Krümmung	20°	2	θ	θ	1	3	1
	20—45°	θ	5	1	4	4	θ
	45—80°	8	6	4	3	1	3
	90°	θ	θ	3	3	θ	4
	100—135°	θ	1	2	θ	θ	θ
	135—180°	θ	θ	θ	θ	1	2
Keine Krümmung		θ	2	θ	θ	θ	θ
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl.	8	6	7	5	8	7
	in der Kotyledonarfläche	1	2	1	3	θ	θ
	schief	1	4	2[1]	3[1]	1[1]	3
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag	4	1	θ	θ	θ	θ
	nach 2 Tagen	4	2	2	2	4	θ
	nach 3 Tagen	1	3	4	1	θ	2
	nach 4 Tagen	1	4	4	1	θ	8
	auch nach 4 Tagen nicht	θ	2	θ[2]	7	5	θ[3]

Gefäß II kam am 1. XI. um 11^{50} h im Lichte, Gefäß III am 1. XI. um 12^{40} h im Dunkeln auf den Klinostaten: am 2. XI. vorm. war die Krümmung in gleicher Weise verändert wie bei den gleichaltrigen Keimlingen der vertikal belassenen Gefäße I (Licht), bezw. I und II (Dunkel).

Gefäß IV kam am 1. XI. um 1 h nachm. ans Tageslicht. Am 2. XI. 9 h waren sämtliche, selbst die starken Krümmungen ausgeglichen (s. Anm. 3).

Die nach Erscheinen einiger Keimlinge über dem Boden (28. X.) auf den Klinostaten gebrachten Gefäße (2 im Lichte, 2 im Dunkeln) zeigten folgendes:

---

1) Es machten sich bei einzelnen zwei deutlich geschiedene, knapp übereinander liegende Krümmungen bemerkbar, von denen die obere senkrecht zur Kotyledonenfläche gerichtet war, die untere senkrecht darauf oder schief.

2) Bei zwei Keimlingen blieb eine geringe Abweichung von der Vertikalen.

3) Wirkung der nachträglichen Belichtung des Gefäßes.

Die schon aus dem Boden herausschauenden Keimlinge (in den Gefäßen im Lichte 8 von 14, in den Dunkelgefäßen 6 von 14) wuchsen gekrümmt fort. Die Krümmung war im Lichte schwächer als im Dunkeln. Der Ausgleich erfolgte nach 3 bis 4 Tagen. Neue Keimlinge erschienen nicht an der Oberfläche.

Versuch 2.

Wurzelrecht bepflanzt 8 Gefäße am 3. XI. Gleich nach dem Pflanzen im Lichte 2 vertikal gestellt, 2 auf den Klinostaten gebracht; im Dunkeln ebenso. Beginn des Erscheinens über dem Boden und der Beobachtung am 7. XI. Dauer des Versuches bis 11. XI.

a. Die vertikalen Gefäße.

		Licht		Dunkel	
		I	II	I	II
Es erschienen über der Erde in 2 aufeinanderfolgenden Tagen		8	7	7	6
gekrümmt		2	3	6	3
gerade oder nahezu gerade		6	4	1	3
Diese krümmten sich	am nächsten Tage	6	2	1	2
	überhaupt nicht	θ	2	θ	1
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtungszeit bei		6	2	7	5
Maximum der Krümmung	20°	4	2	θ	θ
	20—45°	1	2	2	θ
	50—80°	3	1	2	2
	90°	θ	θ	2	1
	100—135°	θ	θ	1	2
Keine Krümmung		θ	2	θ	1
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl.	7	4	3	3
	in der Kotyledonarfläche	θ	1	2	θ
	schief	1	θ	2	2
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag	θ	θ	θ	θ
	nach 2 Tagen	2	θ	θ	θ
	nach 3 Tagen	1	2	θ	θ
	nach 4 Tagen	2	3	1	5[1]
	auch nach 4 Tagen nicht	3	θ	6	—

Gefäß I kam nach 2 Beobachtungstagen (9. XI.) sowohl im Lichte als auch im Dunkeln auf den Klinostaten: die folgenden Tage zeigten im allgemeinen keinen Unterschied in der Gipfelkrümmung gegenüber den in vertikaler Stellung verbliebenen Keimpflanzen.

1) Wirkung einer 6-stündigen Belichtung.

Das Dunkelgefäß II kam nach 3 Beobachtungstagen (10. XI.) um 11 h vorm. ans Licht; schon um 4 h nachm. waren sämtliche Keimlinge im Aufkrümmen. Sie gelangten hierauf ins Dunkle zurück. Am nächsten Tage waren sie, wie aus der Tabelle ersichtlich, durchwegs gerade.

b. Die Gefäße des Klinostaten.

Licht: Die Keimlinge gelangten fast durchwegs gekrümmt und in geringer Zahl an die Oberfläche. Sie richteten sich während der Dauer des Versuches auf. Die Vertikalstellung des einen Gefäßes am 3. Beobachtungstage (9. XI.) hatte auf die Gipfeleinkrümmung keinen Einfluß.

Dunkel: Die Früchte waren schon am 1. Beobachtungstage entweder gekippt oder in der Erde verschwunden. Nach 2 Tagen wurde ein Gefäß vertikal gestellt; die wenigen, daraus erwachsenden Keimlinge verhielten sich wie die in vertikaler Stellung gekeimten Pflanzen der Dunkelgefäße I und II.

Das auf dem Klinostaten verbliebene Gefäß zeigte folgendes: Es traten bei allen Keimlingen die Hauptwurzeln aus der Erde hervor, die Hypokotyle wuchsen mit scharf eingekrümmtem Gipfel in den Boden hinein.

Aus den mitgeteilten Versuchen läßt sich das folgende ableiten: Die Gipfeleinkrümmung tritt sowohl zeitlich als auch graduell bei den einzelnen Individuen sehr verschieden auf. Die Mehrzahl der Keimlinge kommt trotz möglichst wurzelrechter Pflanzung in gekrümmtem Zustande aus dem Boden. Immerhin erfolgt die Einkrümmung bei vielen Keimlingen, zudem eine Verstärkung der Krümmung auch außerhalb der Erde; es kann somit eine mechanische Hemmung durch das Erdreich nicht ausschließliche Ursache der Einkrümmung sein. Der Krümmungswinkel ist bei konstanter Dunkelheit größer als bei Einwirkung des diffusen Tageslichtes. Die Geradstellung erfolgt bei Belichtung früher als im Dunkeln. Das Tageslicht hemmt also die Faktoren, die zur Krümmung führen, und begünstigt die Vorgänge, welche die Aufrichtung besorgen. Die begünstigende Wirkung des Lichtes auf die Wachstumsprozesse zur Erreichung der normalen Stellung des Gipfels äußert sich bei eingekrümmten Dunkelkeimlingen schon nach 6-stündiger Exposition an einem lichtarmen Novembertage. Hier hätten Versuche einzusetzen, denen die Aufgabe zufiele, Dauer und Intensität der Belichtung und Licht von verschiedener Wellenlänge in der Einwirkung auf den Vorgang zu prüfen[1]). Solche Versuche habe ich nicht angestellt. Ob die raschere Aufkrümmung der Lichtkeimlinge in Versuch 1 gegenüber 2 auf die größere Lichtmenge der sonnen-

1) Beobachtungen O. Richters an *Vicia villosa* sprechen für einen unterschiedlichen Einfluß des Lichtes der roten und der blauen Spektralhälfte (Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus, S. 491 u. 495).

klaren Tage zurückzuführen sei, kann noch nicht entschieden werden, da der Versuchsraum unter dem Einflusse der Sonne auch bedeutend stärker erwärmt wurde.

Der Gipfel ist zumeist in einer senkrecht zu den Kotyledonarflächen orientierten Ebene eingekrümmt, seltener in der Kotyledonarebene selbst oder schief. Es sei jedoch gleich bemerkt, daß sich im Verlaufe der Entwicklung jede Krümmung, mag sie zu Beginn orientiert sein wie immer, schließlich mehr oder weniger genau in die Ebene senkrecht zu den Kotyledonarflächen einstellt. Auf ein Verhalten möchte ich hier hinweisen, dessen merkwürdigerweise in der Literatur noch nicht Erwähnung getan wurde. Die Gipfeleinkrümmung des Keimlings liegt eigentlich nur in den ersten Tagen nach dem Erscheinen über dem Boden im Bereiche des Hypokotyls; nach 2 bis 4 Tagen, während welcher sich die Stiele der Kotyledonen zu sichtbarer Länge gestreckt haben, geht sie auf diese über, die Bewegung in gleichem Sinne fortführend. Indessen hat sich der Sproßteil nach Ausführung einer Gegenkrümmung, die schließlich auch auf die Kotyledonarstiele übergeht, gerade gestreckt. Fig. 3 zeigt einen Keimling knapp vor der völligen Geradstreckung, an dem die geschilderten Verhältnisse deutlich zu sehen sind. Ist die Einstellung in die Ebene senkrecht zu den Kotyledonen nicht schon früher erfolgt, so geschieht dies sicher beim Übergang der Krümmung aus dem Bereiche des Hypokotyls auf die Stiele der Keimblätter. Nur äußerst selten konnte ich beobachten, daß die Stiele eine Krümmung in anderer Ebene als in der bezeichneten vom Hypokotyl übernahmen und weiterführten.

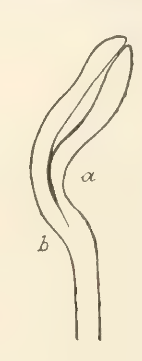


Fig. 3.
Im Tageslichte erwachsener Keimling v. *Helianthus annuus* knapp vor der völligen Geradstreckung.
a primäre Krümmung,
b Gegenkrümmung.

Die eigentümliche Gegenkrümmung, die sich bald früher, bald später unterhalb der nutierenden Spitze am wachsenden Hypokotyle zeigt, war schon Sachs aufgefallen[1]) und Wiesner hat bekanntlich beide Krümmungen, die zusammen ein langgestrecktes S darstellen, unter dem Begriffe der undulierenden Nutation subsummiert[2]). Vielleicht läßt sich das Phänomen den von Baranetzky an Epi-

1) Lehrbuch, 4. Aufl., S. 829.

2) Die undulierende Nutation der Internodien, S. 32 u. 33. Über Wiesners Erklärung des Vorganges auf Grund des Zellenbaues und -wachstums an der Vorder- und

kotylen von *Phaseolus multiflorus* beobachteten Gegenkrümmungen anreihen, die auf dem Klinostaten auftreten, wenn die Sprosse sich zuvor geotropisch gekrümmt hatten oder mechanisch zu einer Krümmung gezwungen worden waren. Nach Baranetzky liegt in jeder Krümmung einer wachsenden Zone selbst der Anstoß zu einer entsprechenden, in gleicher Ebene erfolgenden Gegenbewegung, die dann deutlich zutage tritt, wenn wie auf dem Klinostaten im Dunkeln dafür gesorgt wird, daß kein anderer Reizanlaß die Reaktion stört[1]). In unserem Falle verhält sich die Sache nur insofern anders, als die Einkrümmung des Gipfels in einer darunter liegenden Streckungszone des Keimstengels die Reaktion auslöst. Übrigens bedarf das Baranetzkysche Phänomen noch einer genauen Untersuchung rücksichtlich der Bedingungen, unter welchen es auftritt.

Ob der Schwerkraft irgend ein Einfluß auf die Gipfeleinkrümmung zukommt, läßt sich aus den angeführten Versuchen mit Sicherheit nicht feststellen. Bei Versuch 1 hatten sich die Keimlinge schon vor Beginn der Rotation größtenteils gekrümmt, eine Verstärkung der Krümmung wurde während der Rotation nicht beobachtet. Da ich es vermeiden wollte, daß der Hypokotyl beim Durchwachsen des Bodens unter konstant gleichsinniger Schwerkraftswirkung stehe, setzte ich bei Versuch 2 die Töpfe gleich nach dem Pflanzen der Früchte auf den Klinostaten. Das Resultat kam unerwartet. Nur vereinzelte Keimlinge streckten sich über die Erde, alle mit mehr oder weniger gekrümmtem Gipfel; die meisten hatten gleich bei der ersten Streckung eine Krümmung ausgeführt, die das Wurzelende nach außen richtete, und wuchsen mit stark eingekrümmtem Gipfel in die Topferde hinein. Diese Tatsache soll später noch näher erörtert werden. Die Aufkrümmung der aus der Erde herausgewachsenen Keimpflanzen erfolgte wie in normaler Stellung unter bedeutend stärkerer Gegenkrümmung in der Hauptstreckungszone des Hypokotyls.

Im Anschlusse an Dufours eingangs mitgeteilten Befunde sollte nun entschieden werden, ob die primäre Krümmungsebene

---

Rückseite des schon im Ruhezustande gekrümmten Epikotyls von *Phaseolus multiflorus* vergleiche Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen, S. 411. Diese Erklärung hat für den vollkommen radialsymmetrischen ruhenden Hypokotyl von *Helianthus* keine Bedeutung.

1) Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89, Ergänzungsband 1901, S. 143 u. 159.

von der Schwerkraftsrichtung abhängt. In diesem Falle wäre die Tatsache, daß Keimlinge aus möglichst wurzelrecht gepflanzten Früchten Gipfeleinkrümmungen in verschiedener Ebene zeigen, damit zu erklären, daß durch den aufwärts wachsenden Hypokotyl kleine, bei der Pflanzung der Früchte nicht kontrollierbare Abweichungen von der Normalen vergrößert werden und hiermit die Richtung bestimmt wird, nach welcher sich der Gipfelteil des Keimstengels positiv geotropisch einkrümmen muß. Daß dies zumeist senkrecht zu den Kotyledonarflächen erfolgt, mag seinen Grund darin haben, daß das Auge die Normalstellung der Frucht leichter bei Beobachtung der Breitseite als bei der Aufsicht auf ihre Schmalseite abzuschätzen weiß. Zur Beantwortung der Frage dienten folgende Versuche:

Versuch 3.

Helianthus-Früchte wurden wurzelrecht gepflanzt und zwar so, daß bei Horizontallage der Töpfe die Hälfte der Früchte ihre Schmalseite, die andere Hälfte ihre Breitseite der Horizontalebene zukehren mußte. Die Gefäße wurden gleich nach dem Bepflanzen horizontal gelegt, teils im Lichte, teils im Dunkeln.

Die nach 5 bis 6 Tagen aus der Erde sich negativ geotropisch herauskrümmenden Pflanzen waren durchwegs am Gipfel des Hypokotyls im Sinne des positiven Geotropismus gekrümmt. Die Aufkrümmung erfolgte wie bei früheren Versuchen im Lichte rascher als im Dunkeln. Während der Aufkrümmung war bei den in der Ebene der Kotyledonen nutierenden Individuen ein allmähliches Drehen in die darauf senkrechte Ebene bemerkbar (Fig. 4). Dauer des Versuches 3. XI.—11. XI.

a b c

Fig. 4.

Aus horizontal und hochkant gepflanzten Früchten erwachsene Keimlinge von *Helianthus annuus*. *a* primäre Krümmung des Hypokotylgipfels, *b* und *c* nachträgliche Änderung der Krümmungsebene: *b* Ansicht von vorn, *c* von der Seite.

Versuch 4.

Ein ähnlicher Versuch, wobei sämtliche Früchte mit ihrer Schmalseite der Horizontalebene zugekehrt waren. Die sich aufkrümmenden Keimlinge wieder durchwegs im obersten Hypokotylteile positiv geotropisch gekrümmt und zwar im Lichte von 16 : 10 bis zu einem Winkel von 90°, 6 darüber hinaus; im Dunkeln von 22 : 17 bis zu einem Winkel von 90°, 5 darüber hinaus.

Aus diesen Versuchen ergibt sich in Übereinstimmung mit Dufours und Schützes Resultaten, daß die primäre Einkrümmung

des Hypokotyls eine positiv geotropische ist. Die negativ geotropische Hypokotylbasis führt sodann den positiv geotropisch gekrümmten Gipfel über den Boden und nunmehr folgen die Erscheinungen, die ich im Anschlusse an die Versuchstabellen 1 und 2 zusammengestellt habe. Auffallend ist, daß bei den letzten Versuchen (3 und 4) die Krümmung einen viel stärkeren Grad erreicht als bei Versuch 1 und 2 und es war zu entscheiden, ob dies nur von der primären Lage der Früchte — vertikal oder horizontal — abhängt oder zudem auch vom größeren Widerstand der Erde in den horizontal gelegten Tongefäßen. Im folgenden Versuche wurden die Früchte daher sämtlich in vertikal gestellten Töpfen horizontal und in verschiedener Tiefe gepflanzt.

Versuch 5.

Helianthus-Früchte in vertikale Töpfe horizontal gepflanzt, zur Hälfte mit der Breitseite, zur Hälfte mit der Schmalseite nach unten: I auf der Erdoberfläche, II in einer Tiefe von 1 cm, III von 2 cm, IV von 3 cm. Die Töpfe verblieben im Lichte. Pflanzung am 16. XI.

Gefäß I: Schon am 18. XI. positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls bemerkbar. Am 19. XI. hoben sich sämtliche Keimlinge und waren im oberen Hypokotylteile gekrümmt, wobei sie sich zum Teil mit dem oberen Ende der Frucht gegen den Boden stemmten. Krümmungswinkel 90—135°. Am 20. XI. war die Krümmung mit der Entfernung vom Boden zurückgegangen, die hochkant gestellten in die zu den Kotyledonen senkrechte Krümmungsebene hineingedreht. Am 21. XI. alles aufgerichtet.

Gefäß II, III und IV: Die Keimlinge erschienen fast gleichzeitig am 20. XI. über dem Boden durchwegs von 135 bis zu 180° gekrümmt, die hochkant gesetzten in bekannter Weise gedreht. Am 21. XI. fast vollkommene Aufrichtung.

Es erschienen über der Erde mit Perikarp: in Gefäß II von 8 Keimlingen 4, in III von 8 = 2, in IV von 11 = 0.

Der Versuch zeigt, daß beide Faktoren den Grad der Krümmung beeinflussen; der positiv geotropisch gekrümmte Gipfel erleidet durch das Aufwärtsdrängen der negativ geotropischen Hypokotylbasis in der Erde je nach ihrer Festigkeit einen Widerstand, der die geotropisch induzierte Krümmung mechanisch vergrößert. Ja selbst bei oberflächlich ausgelegten Früchten kann die mechanische Hemmung eine Rolle spielen, wenn bei Beginn der Hebung das Kotyledonarende der Frucht vom immer noch positiv geotropischen Keimstengel etwas in die Erde gedrückt wird und sich nunmehr eine Zeit hindurch gegen diese stemmt. Nebenbei zeigt Versuch 5, welche Bedeutung eine entsprechend tiefe Lage der Frucht für die Abstreifung von Frucht- und Samenhülle hat.

Bevor ich daranging, die weiteren Schicksale des Hypokotylgipfels in ihrer Abhängigkeit von der Schwerkraft zu untersuchen, wiederholte ich in feuchtem Raume die Versuche Schützes zur beiläufigen Feststellung des Zeitpunktes, in welchem sich der geotropische Stimmungswechsel im Keimstengel vollzieht. Es lag mir für spätere Versuche daran zu wissen, wann nach 24-stündiger Quellung der Früchte mit dieser Tatsache im allgemeinen zu rechnen sei. Schütze gibt nur die durchschnittliche Länge des Organs zu dem in Frage kommenden Zeitpunkte an; sie beträgt 6 mm[1]). Nach meinen Versuchen mit Keimlingen, die an den Kotyledonen in verschiedener Lage fixiert wurden, beginnt die negativ geotropische Aufkrümmung der Hypokotylbasis frühestens nach 36 Stunden und bei den meisten Keimlingen nach 48 Stunden, wenn die Früchte vor Versuchsbeginn durch 24 Stunden gequollen hatten. Anschließend wurden Versuche zur Beantwortung der Frage angestellt, wie sich der Hypokotyl in seiner ersten, positiv geotropischen Streckungsperiode verhält, wenn er der einseitigen Schwerkraftswirkung entzogen und dafür Sorge getragen wird, daß auch der richtende Einfluß anderer Außenreize wegfällt. Wie erinnerlich, zeigten Embryonen, die auf dem Klinostaten rotierend aus wurzelrecht gepflanzten Früchten gekeimt hatten, ein befremdendes Verhalten. Ihr Hypokotyl krümmte sich gleich

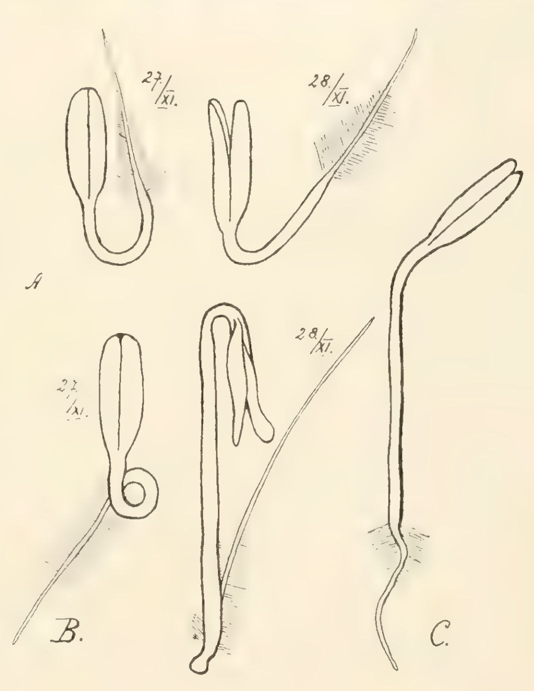


Fig. 5.
Auf dem Klinostaten erwachsene Embryonen von *Helianthus annuus*, *A* im Tageslichte, *B* im Dunkeln; *C* Dunkelkeimling, dessen Hypokotyl sich vor Beginn der Rotation etwas gestreckt hatte, am 28. XI.

1) A. a. O., S. 411.

in den ersten Stadien der Streckung derart, daß sich das Wurzelende nach außen richtete, die Wurzel demnach aus der Topferde herauswuchs, während sich der Gipfel in die Erde hineinbohrte. Ist diese Krümmung durch irgend welche äußere Faktoren veranlaßt? An zweierlei konnte gedacht werden: an einen mechanischen, wachstumsrichtenden Einfluß des Perikarps oder an den Aerotropismus der Wurzel, die möglicherweise aus dem luftarmen feuchten bündigen Boden Regionen reicheren Sauerstoffgehaltes zustrebte. Der folgende Versuch zeigt, daß keiner der beiden Faktoren in Betracht kommt.

Versuch 6.

Helianthus-Früchte, durch 24 Stunden in Sägemehl in wurzelrechter Slellung gequollen, wurden am 25. XI. entschält. Die Embryonen kamen, an den Kotyledonen mit Nadeln befestigt, in dampfgesättigte Zylinder und diese sofort auf den Klinostaten; teilweise im Lichte, teilweise im Dunkeln.

	6 Keimlinge im Lichte	6 Keimlinge im Dunkeln
26. XI.	Hypokotyl und Wurzel um 90° gekrümmt.	Hypokotyl samt Wurzel bei der Mehrzahl um 180° gekrümmt oder schneckenförmig eingedreht.
27. XI.	Hypokotyl um 180° gekrümmt, Würzelchen streckte sich parallel den Kotyledonen (Fig. 5 *A*).	Krümmungen wie gestern, Hypokotyl und Würzelchen gestreckt (Fig. 5 *B*).
28. XI.	Krümmung zurückgegangen (Fig. 5 *A*).	Krümmungen stationär, Streckung der Hauptwachstumszone gerade (Fig. 5 *B*).
	Der Versuch wurde wegen beginnender mangelhafter Wasserversorgung der Keimlinge abgebrochen.	
Krümmungsebene	4 senkrecht zur Kotyledonarfläche, 2 schief.	2 senkrecht zur Kotyledonarebene, 2 schief, 2 genau in der Ebene der Keimblätter.

Werden Früchte von *Helianthus* bei Ausschluß der einseitigen Schwerewirkung zur Keimung gebracht, so führt der Hypokotyl aus inneren, nicht weiter kontrollierbaren Ursachen sofort bei Streckungsbeginn Krümmungen aus, die im diffusen Lichte nicht denselben Grad erreichen wie im Dunkeln. Die Krümmungsebene ist nicht konstant, die Ebene senkrecht zu den Kotyledonen wird nicht bevorzugt. Nach Ablauf der ersten Periode lebhafteren Wachstums ändert sich das Verhalten. Das Wachstum wird bei Beginn der

zweiten Periode[1]) in den negativ geotropisch gestimmten Zonen, soweit der Versuch die Verfolgung gestattete, ohne Abweichung von der Geraden fortgesetzt; daneben ist in diffusem Lichte ein Rückgang der Primärkrümmung zu konstatieren. Vöchtings[2]) Terminologie folgend, könnte gesagt werden: während der ersten Wachstumsperiode und seiner positiv geotropischen Stimmung ist der Hypokotyl kurvipetal, zu Beginn der zweiten Periode, die nach Schütze zugleich mit dem geotropischen Stimmungswechsel in den basalen Partien einsetzt, rektipetal.

Bei Wiederholung des Versuches war mir aufgefallen, daß eine Zahl von Keimlingen im Dunkeln ein bedeutend geringeres Krümmungsbestreben zeigte als die Embryonen des ersten Versuches. Zunächst dachte ich an individuelle Verschiedenheiten, kam jedoch bald darauf, daß für den Ausfall der Krümmung der Zustand maßgebend ist, den der Keimling während der 24-stündigen Quellung in der normal gestellten Frucht erreicht. Hat sich während dieser Zeit Hypokotyl und Wurzel gar nicht gestreckt, so ist auf dem Klinostaten nach 24 Stunden die geschilderte Einkrümmung in aller Stärke zu beobachten, hat hingegen schon während des Aufenthaltes im feuchten Sägemehl eine Streckung stattgefunden, so erreicht auf dem Klinostaten die Krümmung einen um so geringeren Grad, je weiter die Streckung in normaler Lage gediehen war. Ich verglich in dieser Hinsicht Embryonen, deren Würzelchen das Mikropylenende der Frucht eben zu spalten begannen, solche, deren Würzelchen 1 mm und solche, deren Würzelchen 2 mm aus der Frucht herausragte. Fig. 5 *C* zeigt einen Keimling, dessen Würzelchen vor Beginn der Rotation 1 mm aus der Frucht hervorsah. Es genügt also schon eine ganz minimale Streckung unter dem Einflusse der Schwerkraft, um das Krümmungsbestreben im weiteren Verlaufe des Wachstums zu beeinträchtigen. Theoretische Erörterungen hierüber sollen später im Zusammenhange mit dem Verhalten anderer Typen bei der Keimung auf dem Klinostaten nachgetragen werden. In normaler Stellung findet während der ersten Wachstumsperiode niemals ein Abweichen von der Geraden statt, der Schwerkraftsreiz führt die kleinste Abweichung in die normale Lage zurück. Bei Ausschluß anderer äußerer Reize ist demnach jede

1) Über die Wachstumsverhältnisse des Hypokotyls vergleiche Schütze, a. a. O., S. 415 ff.

2) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte, S. 31.

unter normaler Schwerkraftswirkung während der ersten Wachstumsperiode auftretende Krümmung des Organs eine rein geotropische Reaktion.

Es fragt sich nun, wie es sich mit den Krümmungen verhält, die im oberen Teile des Hypokotyls auftreten, nachdem seine Basis

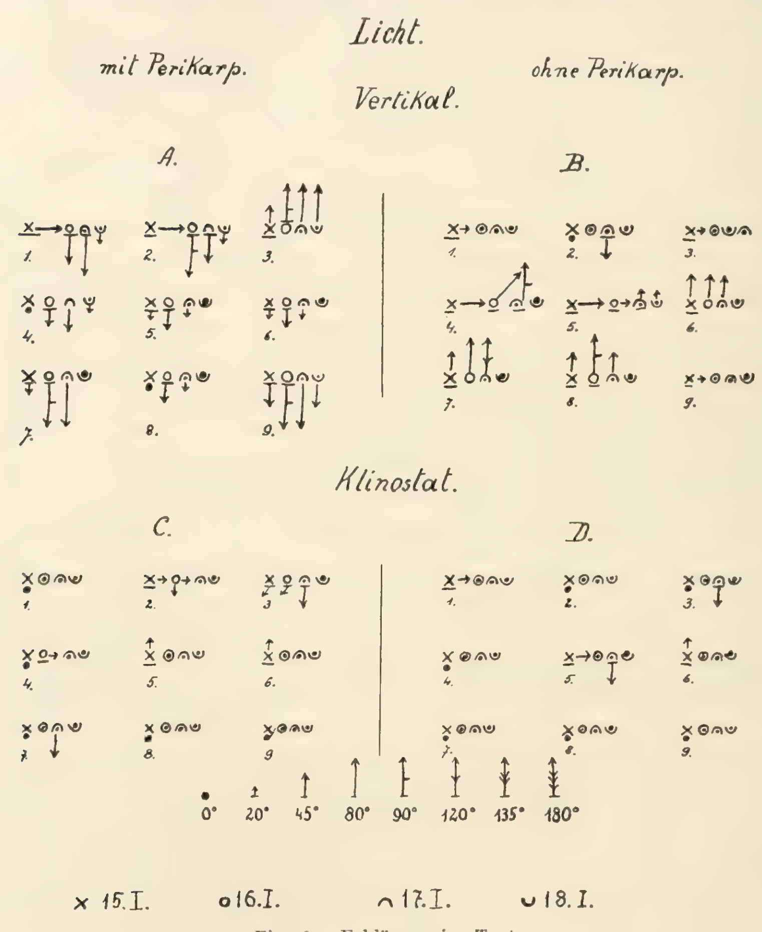


Fig. 6. Erklärung im Text.

negativ geotropisch geworden und das Organ mit der zweiten, länger andauernden Periode lebhaften Wachstums eingesetzt hat. Ist der zu dieser Zeit, wie Schütze gefunden, positiv geotropisch gestimmte Hypokotylgipfel auch noch kurvipetal? Es wäre ja denkbar, daß das autonome Krümmungsbestreben, das durch einen temporären Einfluß der Schwerkraft zu Beginn der Keimung, wie wir eben

gesehen, stark beeinträchtigt wird, zu diesem Zeitpunkte völlig verschwunden ist. Nach Vöchting und Schütze krümmt sich der Hypokotylgipfel von Keimlingen, die bis zum Beginne der Rotation in normaler Stellung vollkommen gerade geblieben waren, auch auf dem Klinostaten, allerdings schwächer als in normaler Lage. Danach würde die Gipfeleinkrümmung in normaler vertikaler Stellung

Dunkel.

mit Perikarp. — ohne Perikarp.

Vertikal.

A. — B.

Klinostat.

C. — D.

Fig. 6. Erklärung im Text.

durch eine autonome Krümmung eingeleitet und durch eine positiv geotropische Reaktion fortgeführt[1]). Zur Klarstellung dieses Verhaltens habe ich eine große Zahl von Versuchen mit vollkommen geraden, 2 Tage alten Keimlingen angestellt. Zu dieser Zeit ist ja, wie frühere Versuche gezeigt haben, der geotropische Stimmungswechsel in der Hypokotylbasis bereits eingetreten. Ein solcher

1) So Schütze, a. a. O., S. 392.

Versuch folgt in tabellarischer Übersicht, zudem findet sich in Fig. 6 das Originalprotokoll in vereinfachter Form wiedergegeben, aus welchem die Daten der Tabelle geschöpft sind. Der Versuch beantwortet nebenbei die Frage nach dem etwaigen Einfluß des Perikarps auf die Einkrümmung des Hypokotylgipfels zu diesem Zeitpunkte und, wie ich vorwegnehmen möchte, in negativem Sinne. Die Fruchthülle hat auch jetzt auf die Krümmung keinen Einfluß; das gleiche ergab sich bei früheren Versuchen rücksichtlich der ersten Krümmung von Keimlingen auf dem Klinostaten. Über die Art der Darstellung in den Originalprotokollen wurde schon eingangs gesprochen: die Pfeile, deren Gestalt in der Figur selbst erklärt ist, geben die Gipfelkrümmung als Projektion auf die Horizontale, bezw. auf eine Ebene senkrecht zur Hauptwachstumsrichtung wieder.

Versuch 7.

Helianthus-Früchte am 9. I. in feuchtes Sägemehl wurzelrecht gepflanzt. Am 12. I. bis dahin gerade verbliebene Keimlinge teils mit, teils ohne Perikarp in Töpfe verpflanzt und zwar so, daß der durchschnittlich 8 mm lange Hypokotyl und die Wurzel in die Erde gesteckt wurde, die Kotyledonen aber vollständig über der Erde verblieben. 2 Gefäße im Lichte vertikal, 2 Gefäße im Lichte auf dem Klinostaten, 2 Gefäße im Dunkeln vertikal, 2 Gefäße im Dunkeln auf dem Klinostaten.

Am 13. und 14. I. waren ausschließlich die vertikal belassenen Keimlinge gekrümmt. Die genaue Registrierung der Krümmungen begann am 15. I. Der Versuch dauerte bis zum 18. I.

Je 18 Keimlinge		Hell		Dunkel	
		Vertikal	Rotier.	Vertikal	Rotier.
Am 15. I. waren	gekrümmt	15	7	17	3
	gerade	3	11	1	15
Diese krümmten sich	am nächsten Tag	2	1	1	4
	nach 2 Tagen	1	2	—	1
	überhaupt nicht	—	8	—	10
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtung bei		14	4	15	6
Maximum der Krümmung	20°	3	6	θ	5
	20—45°	5	4	3	2
	50—80°	3	θ	5	1
	90°	6	θ	5	θ
	100—180°	1	θ	5	θ

Je 18 Keimlinge		Hell		Dunkel	
		Vertikal	Rotier.	Vertikal	Rotier.
Keine Krümmung		0	8	0	10
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl.	11	5	11	6
	in der Ebene der Keimblätter	7	4	3	2
	schief	0	1	4	0
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag	4	7	0	3
	nach 2 Tagen	0	1	2	0
	nach 3 Tagen	8	2	3	3
	auch nach 3 Tagen nicht	6	0	13	2

Wir sehen, daß in den ersten zwei Tagen nach Beginn des aufwärts gerichteten Wachstums der Gipfel des Hypokotyls rektipetal ist; die Keimlinge krümmen sich in dieser Zeit auf dem Klinostaten fast gar nicht. Es ist demnach auch zu dieser Zeit jede Gipfeleinkrümmung bei normaler Stellung der Keimlinge eine rein geotropische Reaktion. Wie bereits Schütze hervorgehoben hat, befindet sich der positiv geotropische Gipfel des Hypokotyls bei vertikaler Stellung in gleicher Situation wie eine invers gestellte Wurzel und wird wie diese bei der kleinsten Abweichung von der Normalen mit einer positiv geotropischen Reaktion einsetzen. Nach Ablauf von zwei Tagen machten sich auch bei den Keimlingen auf den beiden Klinostaten schwache Ablenkungen von der Geraden bemerkbar; es wurde daher vom 15. I. ab die jeweilige Lage des Gipfels bei allen Individuen genau verzeichnet. Ein Blick auf Fig. 6 sagt uns, daß auch die Krümmungen in den folgenden Tagen bei den rotierenden Pflanzen äußerst klein bleiben, viele krümmen sich überhaupt nicht. Wir erkennen, daß sich in dieser Zeit bei den Keimlingen in vertikaler Stellung vor dem Eintritt der Geradstreckung die Krümmung vergrößert, und es tritt die Frage auf, ob diese weitere Einkrümmung auch noch eine geotropische Reaktion ist. Sie ist unterdessen auf die Stiele der Kotyledonen übergegangen und hat sich durchwegs in die Ebene senkrecht zu den Kotyledonarflächen eingestellt. Eine sichere Antwort auf diese Frage gibt der Versuch nicht, da sich auf dem Klinostaten gerade zu dieser Zeit die Krümmungen einstellen. Wie Individuum 5 aus Gruppe *D* der Lichtreihe (Fig. 6) zeigt, kann sogar nach erfolgter Geradrichtung abermals eine Einkrümmung erfolgen und die einzige 80-grädige Kippung, die auf dem Klinostaten beobachtet

wurde (Individuum 5 aus Gruppe *D* der Dunkelreihe), war am gleichen Tage aufgetreten. Wir werden trachten, später noch einige Anhaltspunkte zur richtigen Beurteilung der Sachlage zu gewinnen.

Jedenfalls haben die Versuche zwischen normal gestellten und rotierenden Keimpflanzen einen viel größeren Unterschied in der Gipfeleinkrümmung ergeben, als die Versuche Vöchtings, deren Resultat Schütze bestätigt. Wenn wir von den überaus starken Einkrümmungen, die andere Autoren für den Gipfel von *Helianthus*-Keimlingen angeben und die zweifellos nach den einleitend erwähnten Befunden O. Richters auf die gasförmigen Verunreinigungen der Laboratoriumsluft zurückzuführen sind, hier ganz absehen, bleibt noch die Frage übrig, worauf der verschiedene Ausfall meiner Versuche und der Versuche Vöchtings beruhen mag. Wir werden später darauf zurückkommen. Neuerdings ergibt sich aus dem eben mitgeteilten Versuche die hemmende Wirkung des Lichtes bei der Einkrümmung des Gipfels und dessen fördernde Wirkung bei der Aufrichtung. Eine weitere zeitliche Ausdehnung des Versuches ist deswegen untunlich, weil die Dunkelkeimlinge besonders auf dem Klinostaten indessen ihre Zirkumnutationen in solchem Maße verstärkt haben, daß jede sichere Beobachtung des einzelnen Individuums in dem wirr verschlungenen Knäuel von Hypokotylen unmöglich wird.

Kehren wir nunmehr zur Frage zurück, ob die beim letzten Versuche in der Zeit vom 15. I. bis 18. I. beobachteten Verstärkungen der Gipfeleinkrümmung eine positiv geotropische Reaktion sind oder nicht und ob die sich streckenden Stiele der Keimblätter, denen die Fortführung der Gipfeleinkrümmung zukommt, zu diesem Zeitpunkte positiv geotropisch reagieren. Zur Beantwortung wählte ich, da der Versuch rotierender Keimpflanzen mit normal gestellten im letzten Versuche nichts Sicheres ausgesagt hat, zwei Wege.

Zunächst nahm ich nach Ablauf von 3 bis 4 Tagen seit Beginn des Versuches, dessen Material in gleicher Weise vorbereitet wurde wie für den letztbeschriebenen, einige rotierende Gefäße vom Klinostaten herab und beobachtete den Hypokotylgipfel dieser nunmehr vertikal gestellten Keimlinge im Vergleiche zu den in Rotation verbliebenen Pflanzen. Es war kein Unterschied bemerkbar. Somit scheint zu dieser Zeit die positiv geotropische Stimmung aus dem Hypokotyl verschwunden zu sein. Ein entsprechendes Resultat ergab sich auch aus folgendem Versuche.

Versuch 8.

Helianthus - Früchte wurzelrecht vom 19.—20. I. in Sägemehl gequollen. Von hier am 20. I. in 4 Gefäße, die im Dunkeln verblieben, gepflanzt. Das erste Gefäß am 22. I., das zweite am 23. I., das dritte am 24. I., das vierte am 25. I. horizontal gelegt. Die eingetretene Reaktion nach je 24 Stunden protokolliert. Vor der Horizontallegung die schon vorhandenen Krümmungen des Hypokotylgipfels genau gezeichnet.

I. Horizontallegung der zwei Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche alle Keimlinge gerade.

Resultat: Bei 9 Keimlingen positiv und negativ geotropische Reaktion gleich stark (Fig. 7 *B*), bei 5 Keimlinge die positive Reaktion stärker als die negative (Fig. 7 *A*), bei 6 Keimlingen die positive Reaktion schwächer als die negative (Fig. 7 *C*).

II. Horizontallegung der drei Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche 8 Keiml. von 18 im Gipfelteile des Hypokotyls gekrümmt, Maximum 80°.

Resultat: Bei allen Keimlingen negativ geotropische Reaktion der basalen Wachstumszone. Die positiv geotropische Reaktion allgemein eingetreten, besonders auffallend bei 2 Keimlingen, deren Gipfel aus der Anfangsstellung *a* (Fig. 7 *D*) in die Stellung *b* gelangt waren.

Fig. 7.
Krümmungen des Hypokotyls von *Helianthus*-Keimlingen, 24 Stunden, nachdem sie horizontal gelegt worden waren: *A*, *B*, *C* zwei Tage alte Keimlinge, *D* drei Tage alter Keimling; *a* dessen Hypokotylgipfel vor, *b* nach der Horizontallegung.

III. Horizontallegung der vier Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche 13 Keimlinge von 17 im Gipfelteile des Hypokotyls gekrümmt, Maximum 100°.

Resultat: Negativ geotropische Reaktion durchaus vollkommen. Nur bei 10 Keimlingen Veränderungen der Gipfelkrümmung im Sinne des positiven Geotropismus; diese Veränderung beträgt im Maximum 20°.

IV. Horizontallegung der fünf Tage alten Keimlinge; vor dem Versuche 16 Keimlinge von 17 im Gipfelteile des Hypokotyls gekrümmt, Maximum 100—120°.

Resultat: Negativ geotropische Reaktion überall vollkommen. Keine Veränderung der Gipfelkrümmung im Sinne des positiven Geotropismus. Bei 7 Keimlingen geht die Krümmung unabhängig von der Schwerkraftsrichtung zurück, bei 5 Keimlingen bleibt sie stationär, bei 5 Keimlingen treten Verstärkungen der Krümmung in den Kotyledonarstielen unabhängig von der Schwerkraftsrichtung auf.

Der Versuch wurde zum zweitenmal derart abgeändert, daß die einzelnen Töpfe bis zur Horizontallegung nicht in vertikaler Stellung verblieben, sondern auf dem Klinostaten rotierten; es wurde zum gewünschten Zeitpunkte der Gang des Motors einfach unterbrochen. Dadurch konnten Krümmungen, die vor dem Versuchsbeginn bei vertikaler Stellung der Gefäße auftreten müssen, größtenteils vermieden werden. Das Ergebnis dieser Versuche war das-

selbe; 5 Tage alte Keimlinge zeigten in ihren Gipfelkrümmungen, die nicht allgemein auftreten, gar keine Beeinflussung durch die Schwerkraft. Auf etwas sei noch hingewiesen.

Es darf nicht außerachtbleiben, daß zu diesem Zeitpunkte das Wachstum in der Gipfelzone ein sehr träges ist; das Wachstumsmaximum bewegt sich jetzt von der Basis gegen die Spitze und hat den Gipfel noch nicht völlig erreicht. Es konnte daher daran gedacht werden, daß die positive Reaktion des Gipfels und vielleicht auch der sich streckenden Kotyledonarstiele bei 5 Tage alten Keimlingen nicht deswegen ausbleibt, weil keine positiv geotropische Stimmung vorhanden, sondern einfach deshalb, weil der sehr bald nach Einstellung in die optimale Reizlage (die Horizontale) negativ geotropisch reagierende Hypokotylteil den Gipfel aus der optimalen Reizlage entführt und sehr bald wieder vertikal stellt. Deswegen wurde noch folgender Versuch ausgeführt.

Versuch 9.

Helianthus-Keimlinge, 5 Tage alt, im Dunkeln gezogen; Krümmungen des Hypokotylgipfels bei allen zum Teil auf die Keimblattstiele übergegangen. Am 5. I. wurden die Keimlinge an Holzstäbchen entsprechender Länge mittels $^1/_2$ cm breiter, um Stäbchen und Hypokotyl bandagenartig gewickelter Leinwandstreifen festgemacht, so daß nur 1 cm des Hypokotyls unter der Terminalknospe und die Kotyledonen frei beweglich blieben. Die so adjustierten Keimlinge und gleichaltrige Kontrollpflanzen um 1^{25} h nachm. horizontal gelegt. Die Krümmungsebene der Kotyledonarstiele in verschiedener relativer Lage zur Horizontalen.

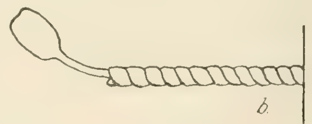


Fig. 8.
5 Tage alte Keimlinge von *Helianthus annuus* 3 Stunden, nachdem sie horizontal gelegt worden waren; *a* ohne Hemmung, *b* größtenteils gehemmt.

Ergebnisse:

5. I., 4^{20} h nachm. Die nicht bandagierten Keimlinge beiläufig in der Mitte des Hypokotyls geotropisch aufgekrümmt (Fig. 8 *a*), die bandagierten im freigelassenen Hypokotylteil aufgekrümmt (Fig. 8 *b*); Stellung der Kotyledonen unverändert.

6. I. Die nicht bandagierten Keimlinge vollkommen geotropisch aufgerichtet, Krümmung an die Basis des Hypokotyls gerückt. Die bandagierten Keimlinge bleiben im Wachstum zurück; sie haben sich im freien Hypokotylteile steiler aufgerichtet, die Vertikallage jedoch nicht erreicht. Stellung der Kotyledonen in keiner Beziehung zur Schwerkraftsrichtung.

7. I. Die freien Keimlinge wie gestern; von den gehemmten hat einer die Vertikallage erreicht. Stellung der Keimblätter in keiner Beziehung zur Schwerkraftsrichtung.

Bei dem Versuche kommt als unangenehme Nebenreaktion die von F. Hering seinerzeit festgestellte korrelative Wachstums-

hemmung im frei bleibenden Gipfel bei Verhinderung des Wachstums im restlichen Teile des Keimsprosses hinzu[1]). Immerhin sehen wir mit Außerachtlassung der sehr unwahrscheinlichen Annahme, die mechanische Hemmung habe auf den geotropischen Stimmungswechsel beschleunigend eingewirkt, an den bandagierten Keimlingen ganz deutlich, daß der Gipfel des Hypokotyls zu der in Frage kommenden Zeit negativ geotropisch reagiert, wenn wir ihn zu einer geotropischen Reaktion überhaupt zwingen. Überdies geht aus dem Versuche hervor, daß die Stiele der Keimblätter in den ersten Stadien ihrer Entwicklung nicht geotropisch reagieren. Nach alledem läßt sich behaupten, daß die nach Ablauf von längstens 4 Tagen[2]) seit Keimungsbeginn auftretenden Verstärkungen bereits vorhandener Gipfeleinkrümmungen oder neu auftretende Krümmungen nicht vom Schwerereiz ausgelöst werden. Eine Nachwirkung der Schwerkraft aus der Zeit, da der Gipfel noch positiv geotropisch gestimmt ist, erscheint mit Rücksicht auf das Verhalten von Keimlingen, die während dieser Zeit rotieren und trotzdem im späteren Verlaufe der Entwicklung Krümmungen ausführen, ausgeschlossen. Die Einkrümmung der Kotyledonarstiele ist sichtlich eine Folge der Einkrümmung des Stengelgipfels und von dem direkten Einflusse der Schwerkraft unabhängig; sie erfolgt regelmäßig in einer Ebene, die durch die innere Struktur vorgezeichnet ist[3]).

Im Gegensatze zu der bisherigen Ansicht wäre demnach über die Gipfeleinkrümmung des Keimstengels von *Helianthus*, wenn wir von äußeren Anlässen zunächst nur die Schwerkraft in Betracht ziehen, zu sagen: Der Vorgang ist eine rein positiv geotropische Reaktion, die im späteren Verlaufe der Entwicklung autonom verstärkt werden kann. Daß diese Verstärkung, wenn andere Einflüsse ausgeschlossen sind, nicht immer eintritt und wenn, dann in schwachem Maße, zeigt der in Fig. 6 dargestellte Versuch.

Es erübrigt nur noch festzustellen, ob der Schwerkraft bei den zur Aufrichtung des Gipfels führenden Wachstumserscheinungen ein Einfluß zukommt. Schon aus den ersten Versuchen schien eine

1) F. Hering, Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896, S. 157.

2) Bei der in den Versuchen vorhandenen Temperatur und bei dem zur Verwendung gelangten Samenmaterial.

3) Eine geotropische Dorsiventralität hätte sich bei Variation der relativen Lage der Blattstiele zur Horizontalen bemerkbar machen müssen.

Beschleunigung des Vorganges unter dem Einflusse der Schwerkraft ausgeschlossen. Zur sicheren Beantwortung der Frage wurde noch folgender Versuch mit gleichartigem Ausgangsmateriale angestellt.

Versuch 10.

Helianthus-Früchte in Sägemehl durch 24 Stunden gequollen. Am 12. XI. geschält und in 4 Töpfe wurzelrecht gepflanzt. Die Gefäße verblieben bis zum 16. XI. im Dunkeln. Am 15. XI. hatten sich schon viele Keimlinge gekrümmt. Am 16. XI. kam je ein Gefäß ans Licht, ans Licht und auf den Klinostaten, im Dunkeln auf den Klinostaten, ein Gefäß verblieb im Dunkeln in vertikaler Stellung.

	Licht		Dunkel	
	Vertikal, 13 Keiml.	Rotier., 7 Keiml.	Vertikal, 14 Keiml.	Rotier., 7 Keiml.
16. XI.	Krümmungen am häufigsten bis zu 90°, 2 K. 180°, 1 K. nicht gekrümmt.	Krümmungen am häufigsten bis zu 90°, 2 K. nicht gekr.	Krümmungen meist 90°, 2 K. 135°, 2 K. nicht gekr.	Krümmungen meist 90°, 2 K. nicht gekr.
17. XI.	Kr. wie gestern oder zurückgegangen, am auffälligsten bei den 180°: Rückgang auf 90°.	Kr. zurückgegangen.	Kr. haben sich teils vergrößert, teils sind sie stationär geblieb.	Kr. größtenteils stationär.
18. XI.	4 K. gerade, bei den übrigen Krümmung zurückgegangen.	Kr. neuerdings zurückgegangen.	Kr. bei der Mehrzahl deutlich vergrößert. 3 K. gerade.	Stand von gestern.
19. XI.	Alle K. gerade, nur unbedeutende Kr. in den Kotylenodarstielen.	Wie in vertikaler Stellung.	6 K. bis auf die 90°-Kr. der Stiele gerade, bei den übrig. Krümm. zurückgegangen.	Kr. deutlich zurückgegangen.
20. XI.	Alles aufgerichtet.	Alles aufgericht.	Die Stiele bleiben bei der Mehrzahl (8) bis zu 80° gekr. 6 K. aufgerichtet.	5 K. aufgerichtet, 2 K. mit 45° Kr. in den Stielen der Keimblätter.

Die Aufrichtung geht, wie wir sehen, bei Ausschluß einseitiger Schwerkraftswirkung in gleicher Zeit vor sich wie unter konstant gleichgerichteter geotropischer Reizung; es ist also der Autotropismus der gekrümmten Zonen zu deren Einstellung in die Normallage vollkommen ausreichend. Der Vorgang auf dem Klinostaten unterscheidet sich nur insofern von dem in normaler Stellung, daß

hier die schon geschilderte Gegenkrümmung unterhalb des gekrümmten Gipfels nicht so kräftig zum Ausdruck kommt wie dort. Das Licht beschleunigt, selbst in der geringen Intensität, wie es während der trüben Versuchstage zur Verfügung stand, den Vorgang sichtlich. Schon am nächsten Tage (17. XI.) nach der Versetzung der Keimlinge ans Tageslicht begann die Aufkrümmung, während viele Keimpflanzen zu dieser Zeit im Dunkeln die Gipfelkrümmung verstärkten. Über die Beeinflussung der Krümmungsvorgänge durch das diffus wirkende Licht im oberen Teile des Hypokotyls und in den Kotyledonarstielen bis zur Erreichung der Vertikalstellung des ganzen Gipfels wird noch später einiges bemerkt werden.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Keimblätter im Lichte sofort nach ihrer Aufrichtung, in manchen Fällen schon vor diesem Stadium sowohl bei vertikaler Stellung der Keimlinge als auch bei Rotation auf dem Klinostaten auseinanderweichen, was im Dunkeln vollkommen unterbleibt. Das Auseinanderweichen der Keimblätter bei *Helianthus* ist also eine photonastische Erscheinung, wie dies seinerzeit Detmer für die Keimblätter von *Cucurbita* und die Primärblätter von *Phaseolus* angegeben hat[1]). Eine nähere Analyse des Vorganges lag nicht im Plane der Arbeit und wurde daher auch nicht durchgeführt.

B. Einfluß des Substrates auf die Gipfeleinkrümmung.

Schon anläßlich der zuvor besprochenen Versuche war mir aufgefallen, daß Keimlinge, die in den mit feuchtem Sägemehl gefüllten Keimschalen belassen wurden, im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung viel bedeutendere Einkrümmungen des Gipfels zeigten als gleichaltrige, die zu Versuchszwecken 2 Tage nach Keimungsbeginn in Erde verpflanzt worden waren. Ich stellte daher folgenden Versuch an:

Versuch 11.

Helianthus-Früchte in Sägemehl wurzelrecht angekeimt vom 19. I. bis 22. I. Am 22. I. gerade Keimlinge in 4 Gefäße mit Erde und in 4 Gefäße mit Sägemehl gepflanzt. Von jeder der beiden Vierergruppen ein Topf im Lichte vertikal, ein Topf auf dem Klinostaten; ein Topf im Dunkeln vertikal, ein Topf auf dem Klinostaten. Dauer des Versuches vom 23. I. bis 28. I. Trübe, lichtarme Tage.

1) Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Botan. Zeitung, 40, 1882, S. 790.

		Licht				Dunkel			
		Vertikal		Rotierend		Vertikal		Rotierend	
		Erde	Säge-mehl	Erde	Säge-mehl	Erde	Säge-mehl	Erde	Säge-mehl
Am 23. I. waren	gerade	9	8	9	9	9	1	9	8
	gekrümmmt	θ	θ	θ	θ	θ	7	θ	1
Die geraden Keimlinge krümmten sich	am nächsten Tag . . .	2	1	θ	4	2	1	2	1
	nach 2 Tagen	3	5	4	2	4	—	θ	3
	nach 3 Tagen	θ	2	2	θ	2	—	θ	1
	nach 4 Tagen	4	—	θ	θ	θ	—	2	θ
	überhaupt nicht . . .	θ	—	3	2	1	—	5	3
Die Krümmung verstärkte sich während der Beobachtungszeit bei		9	8	6	7	8	8	4	6
Maximum der Krümmung	20°	2	θ	5	1	θ	θ	2	2
	20—45°	4	θ	1	3	4	1	1	1
	50—80°	3	3	θ	1	1	2	1	3
	90°	θ	2	θ	2	2	2	θ	θ
	100—180°	θ	3	θ	θ	1	3	θ	θ
Keine Krümmung		θ	θ	3	2	1	θ	5	3
Krümmungs-ebene	senkrecht auf die Kotyled.	9	4	4	4	5	4	4	6
	in der Kotyledonarfläche	θ	3	2	θ	1	θ	θ	θ
	schief	θ	1	θ	3	2	4	θ	θ
Es streckten sich gerade	am nächsten Tag . . .	5	θ	3	2	θ	θ	2	3
	nach 2 Tagen	1	θ	1	1	3	θ	θ	θ
	nach 3 Tagen	1	θ	1	3	θ	1	θ	θ
	nach 4 Tagen	θ	θ	θ	θ	θ	3	θ	θ
	nach 5 Tagen	θ	2	θ	θ	θ	θ	θ	θ
	auch nach 5 Tagen nicht	2	6	1	1	5	4	2	3

Wir sehen, daß das Maximum der erreichten Krümmung bei Bewurzelung in Sägemehl stets größer ist als bei Bewurzelung in Erde sowohl im Lichte und im Dunkeln als auch in normaler Stellung und bei Rotation um die horizontale Klinostatenachse.

Die durch das Wachstum im Sägemehl gegebenen Bedingungen führen demnach zu einer intensiveren Verstärkung der durch die Schwerkraft eingeleiteten Krümmung, sie veranlassen den der einseitigen Schwerkraftswirkung entzogenen Gipfel zu Krümmungen, wie sie bei Wachstum in Erde vielfach nur unter dem Einflusse des Schwerkraftsreizes zustande kommen, sie treten der krümmungshemmenden Wirkung des Lichtes entgegen und hindern das Licht in der Beschleunigung jener Vorgänge, die zur Aufrichtung des

Gipfels führen. Jetzt erklärt sich auch, warum Vöchting, der seine Klinostatenversuche mit *Helianthus*-Keimpflanzen, die in Sägemehl wurzelten, ausgeführt hat[1]), nicht so große Unterschiede zwischen diesen und normal wachsenden Individuen feststellen konnte, wie sie bei meinen Versuchen zu beobachten waren. Fragt sich nur, welcher Art der Einfluß des Sägemehls ist. Wie einleitend mitgeteilt, hat O. Richter Schädigungen von Keimlingen durch Sägespändüfte beobachtet. Die vom Autor näher bezeichneten Schädigungen[2]) traten bei meinen Versuchsobjekten nicht auf; gerade rücksichtlich der Gipfeleinkrümmung beobachtete Richter eine ganz entgegengesetzte Reaktion. Es scheint demnach in unserem Falle das Substrat nicht durch etwaige gasförmige Produkte zu wirken, die ihm entströmen. Übrigens sei bemerkt, daß das im Leipziger Institute zur Verwendung gelangende Sägemehl nach längerem Ausprobieren verschiedener Sorten ausgewählt wurde und sich schon seit geraumer Zeit vollkommen bewährt. Es stammt von amerikanischem Pappelholz, das in der Blüthnerschen Klavierfabrik stets von ein- und derselben Säge, die ausschließlich diesem Zwecke dient, geschnitten wird. Die in Frage kommende Beeinflussung der Gipfeleinkrümmung beruht, wie gleich näher ausgeführt werden soll, auf der mangelhaften Wasserversorgung bei Bewurzelung in dem Substrate. Zunächst führte mich zu dieser Erklärung die Beobachtung eines im Lichte stehenden Gefäßes, das durch zwei Tage nicht gegossen worden war. Die in Sägemehl wurzelnden Keimlinge hatten hier Gipfel, die noch weit stärker eingekrümmt waren als die der gleichaltrigen Versuchspflanzen in den unter konstanter Kontrolle stehenden Gefäßen. Ich beobachtete zum erstenmale die bekannten Schleifenbildungen, die bei meinen Versuchsobjekten niemals aufgetreten sind. In der Tat kann die Wasserversorgung der Keimlinge im Sägemehl unmöglich entsprechend sein. Hierfür ist die Entwicklung der Wurzelhaare in diesem Substrate zu mangelhaft und die Verteilung der Feuchtigkeit eine höchst ungleichmäßige. Das Wasser sammelt sich in den unteren Teilen des Gefäßes, während die oberen Schichten der Füllung sehr bald völlig austrocknen. Und gerade hier entwickeln die Keimpflanzen

1) Vöchting, a. a. O., S. 187.

2) „Ganz auffallend äußert sich die Wirkung der Sägespändüfte: die Keimlinge sind zwerghaft, verdickt, haben ungemein winzige Blättchen, aufgelöste Nutationen und sind förmlich käsig gelb oder weiß.“ Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren, S. 8.

von *Helianthus* einen reichen Kranz von Nebenwurzeln. Es ist daher auch erklärlich, wenn der Einfluß des Sägemehls bei vertikaler Lage der Gefäße auch abgesehen von der Mitwirkung der Schwerkraft viel auffälliger wird als bei Rotation auf dem Klinostaten. Wir werden der krümmungsverstärkenden Wirkung mangelhafter Wasserversorgung später noch mehrmals begegnen und die Sache auch dort bestätigt finden, wo statt des Sägemehles feuchtes Filtrierpapier als Substrat gewählt wurde, was bei kleinen Keimlingen leicht möglich ist.

Ob die mangelhafte Wasserzufuhr inäquale Turgeszenzänderungen in der Gipfelzone hervorruft, die das ungleichmäßige Wachstum der Seiten veranlassen, und ob überhaupt in allen Fällen die Einkrümmungsverstärkungen mit Zellenwachstum verbunden sind, habe ich nicht untersucht, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß die Erscheinung sich unter die Nastien wird einreihen lassen, wonach sie als Turgonastie zu bezeichnen wäre.

C. Wirkung partieller Verdunkelung.

Das Licht übt, wie aus allen bisherigen Versuchen geschlossen werden konnte, auf die Gipfeleinkrümmung des Hypokotyls einen hemmenden Einfluß aus. Man konnte sich nun fragen, ob das Licht direkt auf die Krümmungszone einwirken muß oder ob nicht vielleicht irgend eine Stelle des Keimlings ganz besonders zur Aufnahme des hemmenden Lichteinflusses geeignet ist. Hierfür kamen vor allem die Keimblätter in Betracht. Ich suchte daher die Kotyledonen einer Reihe von Versuchspflanzen zu verdunkeln. Als Verdunkelungsmittel wurde schwarze Watte[1]) gewählt, die ich möglichst locker und reich um die Keimblätter wickelte. Die Keimlinge wurden, möglichst normal gestellt, bis zur Erreichung der negativ geotropischen Stimmung ihrer Hypokotylbasis wie bei den vorhergehenden Versuchen in feuchtem Sägemehl gezogen, hierauf vor der Überpflanzung in Erde an den Kotyledonen mit schwarzer Watte umwickelt. Die ersten Versuche fielen ungünstig aus. Die Umwickelung war fast in allen Fällen zu tief geraten; die in der Folgezeit sich streckenden obersten Teile des Hypokotyls und die

1) Die Verdunkelung mittels schwarzer Watte ist jedenfalls eine ausgiebige. Nach Mitteilung Herrn Geheimr. Prof. Pfeffer wird Wynnes Aktinometerpapier unter dem Schutze genügend dicker Lagen der verwendeten Watte selbst nach langer Lichtexposition nicht merklich verändert.

zu Beginn des Versuches noch nicht bemerkbaren Keimblattstiele fanden bei der Streckung mechanische Hemmnisse, die zu starken Einkrümmungen führten. Bei den folgenden Versuchen wurde daher auf eine vollständige Umhüllung der jungen Keimblätter verzichtet und deren Basalteil in einer Länge von $^1/_2$ mm mittels einer Nadel von der Watte befreit.

Die Versuche sollten auch darüber Aufschluß geben, auf welchen Teilprozeß der Gipfeleinkrümmung das Licht hemmend einwirkt, ob es sich hierbei bloß um eine Regulation des autonomen Krümmungsbestrebens oder auch um eine Beeinflussung des geotropischen Vorganges handelt. Daß der Hypokotyl in seiner ersten Wachstumsperiode auch im Lichte exakt positiv geotropisch reagiert, ist aus früheren Versuchen mit Sicherheit hervorgegangen, andererseits zeigten auf dem Klinostaten rotierende Dunkelpflanzen eher die Neigung, sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung im Gipfel einzukrümmen als in gleicher Situation befindliche Lichtpflanzen (vgl. Versuch 7). Trotzdem konnte die Möglichkeit bestehen, daß die krümmungshemmende Lichtwirkung sich überdies auf den geotropischen Vorgang erstrecke, zumal dann, wenn sich der Keimling nicht schon von Anfang an in optimaler Reizlage befindet. Es könnte also sein, daß nach erfolgtem Stimmungswechsel in der Hypokotylbasis die oberen Teile durch das Licht auch in ihrer geotropischen Reaktion etwas alteriert würden. Ich ließ daher zu gleicher Zeit Gefäße mit partiell verdunklten Keimlingen um die horizontale Achse im Lichte rotieren. Ein Versuch sei hier mitgeteilt:

Versuch 12.

Helianthus-Früchte in Sägemehl wurzelrecht angekeimt vom 13. II. bis 16. II. Keimlinge mit geradem, beiläufig 8 mm langem Hypokotyl entschält und die Kotyledonen mit viel schwarzer Watte locker umwickelt. Die so adjustierten Keimlinge in 2 Gefäße verpflanzt, wovon eines vertikal verblieb, eines auf den Klinostaten kam. Im Licht. Beginn des Versuches 16. II., erste Beobachtung 17. II., Dauer bis 20. II. Helle Tage. Krümmungen des Hypokotyls bis zu 20°, infolge der voluminösen Umhüllung der Kotyledonen nicht erkennbar.

Am 17. II. keine auffallenden Veränderungen bemerkbar		Kontrollpflanzen		Partiell verdunkelte Keimlinge	
		Licht	Dunkel	Vertikal	Rotierend
Es krümmten sich	bis zum 18. II. . . .	9	9	7	θ
	bis zum 19. II. . . .	θ	θ	1	θ
Maximum der Krümmung	20—45°	3	θ	2	θ
	50—80°	6	3	1	θ
	90°	θ	4	2	θ
	100—180°	θ	2	3	θ

Fortsetzung der Tabelle.

		Kontrollpflanzen		Partiell verdunkelte Keimlinge	
		Licht	Dunkel	Vertikal	Rotierend
Krümmungs-ebene	senkrecht zu den Keimbl.	6	7	5	θ
	in der Kotyledonarfläche	3	1	1	θ
	schief	θ	1	2	θ
Es streckten sich gerade	am nächsten Tage . .	4	θ	1	θ
	in 2 Tagen	3	4	4	θ
	auch nach 2 Tagen nicht	2	5	3	θ
Keine Krümmung		θ	θ	1	9

Der Versuch konnte nicht länger ausgedehnt werden, da bei Streckung der Kotyledonarstiele Hemmungserscheinungen auftraten.

Was die erste der im Vorhergehenden aufgeworfenen Fragen anbelangt, so ergibt sich aus dem Versuche, daß die Lichteinwirkung auf die Krümmungszone selbst nicht imstande ist, den Grad der Krümmung in dem Maße zu reduzieren, wie es das Licht bei Einwirkung auf den völlig unverdunkelten Keimling vermag. Die Keimpflanzen mit verdunkelten Keimblättern im Lichte reagieren fast ebenso wie Dunkelkeimlinge und der Vergleich mit den total belichteten, unter sonst vollkommen gleichen Außenbedingungen wachsenden Individuen läßt die Bedeutung der Kotyledonen für den Ausfall der Krümmungsreaktion recht deutlich erkennen. Der Vergleich mit den Keimlingen, die bei Ausschluß einseitiger Schwerewirkung unter sonst gleichen Bedingungen wachsen, sagt überdies, daß das Licht nicht bloß, wie schon aus früheren Versuchen geschlossen werden konnte, das autonome Einkrümmungsbestreben beeinflußt, sondern auch die geotropische Reaktion.

Man könnte nun bemerken, daß es nicht spezifische, zur Krümmung führende Vorgänge sind, die durch das Licht beeinflußt werden, sondern das Wachstum an und für sich. Der geringere Grad der Einkrümmung zu einem bestimmten Zeitpunkte ließe sich dann auf Grund des trägeren Wachstums im Lichte erklären. Demgegenüber muß auf die Wachstumsvorgänge hingewiesen werden, die zur Aufrichtung des gekrümmten Gipfels führen. Diese verlaufen gerade entgegengesetzt im Lichte viel schneller als im Dunkeln; das haben frühere Versuche gezeigt, die mit Material gleicher Ausgangslage angestellt worden waren (vgl. Versuch 10).

Der bekannte retardierende Einfluß des Lichtes auf die Wachstumsgeschwindigkeit allein kann demnach die Sache nicht erklären, vielmehr deutet alles darauf hin, daß das Licht schon gleich nach Eintritt des geotropischen Stimmungswechsels der Hypokotylbasis Vorgänge im Innern der Pflanze in Szene setzt, die den zur Einkrümmung des Gipfels führenden entgegen wirken und sie entweder nur mehr oder weniger hemmen oder auch vollständig an der Ausführung der Reaktion hindern. Zu welchen Gliedern der geotropischen Reizkette die durch das Licht geschaffene plasmatische Struktur in Beziehung tritt, läßt sich nicht entscheiden.

Die hemmende Wirkung des Lichtes geht, wie die Versuche zeigen, von den Kotyledonen aus; die Gipfelzone des Keimstengels selbst läßt sich durch die Belichtung in ihrem geotropischen und autonomen Krümmungsbestreben nicht oder mindestens nicht allzustark beeinträchtigen. Wir haben somit eine Übertragung durch Licht geschaffener Zustandsveränderungen nach einer entfernt liegenden Reaktionszone vor uns, einen neuen Fall photischer Reiztransmission, der sich sehr leicht den durch Fittings Versuche bekannt gewordenen Fällen angliedern läßt, wonach der wachstumshemmende Einfluß des Lichtes bei Graskeimlingen und Keimlingen von *Tinantia fugax* von der beleuchteten Spitze in das verdunkelte Hypokotyl geleitet werden kann[1]).

Die Umkehrung des Versuches, die Verdunkelung des Hypokotyls bei alleiniger Belichtung der Keimblätter habe ich nicht ausgeführt. Ich hielt es mit Rücksicht auf den Arbeitsplan für zwecklos, die Zeit der Ausfindung einer Methode zu widmen, die es ermöglichen sollte, den just in den ersten Entwicklungsstadien in lebhaftester Streckung befindlichen Hypokotyl durch einige Tage hindurch vollkommen und nur mit Ausschluß der Kotyledonen zu verdunkeln. Der Ausfall des wiederholten Versuches 12 war ein so eindeutiger, daß ich wohl füglich von einer Umkehrung absehen konnte. Nebenbei will ich bemerken, daß die Verdunkelung der Kotyledonen auf das normale Längenwachstum des Keimstengels in seinen negativ geotropisch gestimmten Zonen keinen merklichen Einfluß ausübt, genaue Messungen wurden nicht ausgeführt.

1) Fitting, Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1907, S. 109.

D. Einfluß hoher und tiefer Temperatur.

Schon im Vorhergehenden nahm ich Gelegenheit, einmal darauf hinzuweisen, daß die Einkrümmung des obersten Hypokotylteiles von Keimlingen im Lichte an klaren, sonnigen Tagen viel schwächer ausfiel als an trüben Tagen und auch die völlige Geradstreckung an diesen längere Zeit in Anspruch nahm als an jenen. Es ergab sich die Frage, ob dies Verhalten nur dem intensiveren Lichte zuzuschreiben sei oder teilweise von der an solchen Tagen bedeutend höheren Temperatur des Versuchsraumes (in den Mittagsstunden 30°) abhängt. Man könnte daran denken, daß auch die Wärme allein, ähnlich wie das Licht auf die Vorgänge der Einkrümmung hemmend einwirkt. Der folgende Versuch gibt darüber Aufschluß.

Versuch 13.

Helianthus-Früchte in Sägemehl wurzelrecht gepflanzt, hier 3 Tage belassen. Am 25. II. in 2 Gefäße mit Erde gepflanzt, eines verblieb im Dunkelzimmer bei einer Temperatur von 24—25°, eines kam unter feuchter Glocke und Dunkelsturz ins Wärmezimmer (Temperatur 29—30°). In jedem Gefäße 9 Pflanzen.

	Temperatur 24—25°	Temperatur 29—30°
26. II.	3 Keimlinge gekrümmt (45°). 6 Keimlinge gerade.	Alle 9 Keimlinge gekrümmt; 4 bis zu 45°, 1 bis zu 90°, 4 bis 100 und 135°.
27. II.	Der Krümmungswinkel hat sich vergrößert, die geraden Keimlinge von gestern haben sich bis auf einen, der auch fernerhin gerade bleibt, gekrümmt.	Fast alle Keimlinge gerade; 4 noch mit 20° gekrümmt, 2 bis zu 45°.
28. II.	Die Krümmungen bleiben teils stationär, teils vergrößern sie sich.	Alles gerade.
1. III.	Die Krümmung ist überall zurückgegangen, Aufrichtung noch bei keinem K. erreicht.	—

Ein ähnlicher Versuch wurde statt mit Erde, mit Sägemehl ausgeführt; auch nach 4 Tagen hatten die Keimlinge des Wärmezimmers ihre Krümmung noch nicht ausgeglichen.

Aus dem Versuche ergibt sich, daß die Erhöhung der Temperatur allein nicht imstande ist, auf die Krümmung hemmend einzuwirken. Die erreichten Krümmungsgrade entsprechen den bei gewöhnlicher Versuchstemperatur im Dunkelraume erhaltenen Werten.

Freilich werden sie bei erhöhter Temperatur viel früher erreicht und es kann uns nicht wundern, wenn dementsprechend auch die Aufrichtung viel rascher vor sich geht. Eine Erhöhung der Temperatur hat demnach lediglich einen wachstumsbeschleunigenden Einfluß, ändert aber an dem Krümmungsbestreben des positiv geotropisch gestimmten Hypokotylteiles nichts.

Auch die Frage nach einem Stimmungswechsel bei Temperaturerniedrigung wurde ins Auge gefaßt[1]), doch fielen die entsprechenden Versuche, die im ungeheizten Nordhause des Institutes bei einer Temperatur von durchschnittlich 5° ausgeführt wurden und auf welche nicht näher eingegangen zu werden braucht, durchwegs negativ aus. Die Keimlinge erreichten auch hier — nur später — die bei Dunkelpflanzen in gewöhnlicher Temperatur beobachteten Krümmungsgrade und beanspruchten vom Eintreten der Gipfeleinkrümmung in ihrem Maximum an gerechnet zur Aufrichtung 5—8 Tage. Die Temperaturerniedrigung beeinflußt somit gleichfalls das Krümmungsbestreben des Hypokotylgipfels nicht.

E. Die Gipfeleinkrümmung in Ätheratmosphäre.

Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Gipfelkrümmung der Sonnenblumenkeimlinge ein kombiniertes Phänomen ist, das sich zunächst unter dem Einflusse der Schwerkraft, im Verlaufe der Entwicklung aber auch autonom und im ganzen in Abhängigkeit vom Lichte abspielt, sollte versucht werden, ob es gelänge, durch Einwirkung eines Narkotikums den Zustand des Plasmas so zu verändern, daß der Einfluß der Schwerkraft und vielleicht auch des Lichtes ein anderer würde als in normaler Atmosphäre. Die Möglichkeit einer derartigen Veränderung haben die wichtigen Versuche Josings über den Einfluß von Äther und Chloroform auf die Abhängigkeit der Plasmaströmung vom Lichte ergeben[2]). Ich stellte angekeimte Früchte von *Helianthus*, die in bekannter Weise in Erde verpflanzt worden waren, zunächst unter große Glocken, in welchen eine weite Schale mit einer $^1/_2$-proz. wässerigen Ätherlösung Platz fand. Zum Abschlusse der Glocken, die auf mattgeschliffenen

1) Vgl. Lidforss, Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903) und die hier angeführte Literatur.

2) Josing, Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Lichte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901.

Glasplatten ruhten, diente eine möglichst dünne, fest zusammengepreßte Schicht wasserhaltigen Glyzerins. Eine solche Glocke wurde im lichten Gewächshause, eine im Dunkelzimmer aufgestellt. Die Hypokotylgipfel hatten sich schon am nächsten Tage sowohl im Lichte als auch im Dunkeln eingekrümmt. In den nächsten Tagen verstärkte sich die Krümmung zusehends; es zeigte sich jedoch überdies, daß die einzelnen Individuen in ihrem Wachstum durch den Äther beeinträchtigt wurden und zwar in höchst ungleichmäßiger Weise. Die Keimlinge hatten, wiewohl möglichst gleichwertige zum Versuche ausgewählt worden waren, die verschiedensten Längen erreicht[1]). Als einziges Ergebnis dieser Versuche stellte sich heraus, daß Äther die krümmungshemmende Wirkung des Lichtes paralysiert. Ich versuchte nun, durch stärkeren Äthergehalt der Atmosphäre einen größeren Unterschied in der Reaktion gegenüber dem Verhalten in normaler Luft zu erzielen. Eine 1-proz. Ätherlösung erwies sich hierbei schon so schädlich, daß das Wachstum angekeimter Pflänzchen in dieser Atmosphäre aufhörte und daß Früchte, die gleich nach der Pflanzung in die Ätheratmosphäre versetzt wurden, überhaupt nicht keimten und in der Folge abstarben. Ich mußte ähnliche Erfahrungen machen wie seinerzeit Ohno, der bei seinen Studien über das Abklingen von geo- und heliotropischen Reizvorgängen keine Sistierung der tropistischen Reaktion ohne gleichzeitige Schädigung der Versuchsobjekte erzielen konnte, wenn er mit Äther experimentierte[2]). Trotz des wenig einladenden Ausfalles der Vorversuche schien es mir nicht unangebracht, die Versuche mit $^1/_2$-proz. Ätherlösung zu wiederholen und die Veränderungen der Gipfeleinkrümmung genauer zu verzeichnen. Ein derartiger Versuch folgt hier:

Versuch 14.

Helianthus-Früchte in Sägemehl wurzelrecht angekeimt. Am 2. XII. wurden die Keimlinge in Töpfe mit Erde gepflanzt. 2 Gefäße kamen in Ätheratmosphäre ans Licht, 2 Gefäße ins Dunkle. Beginn der Beobachtung am 5. XII. Dauer des Versuches bis 10. XII.

1) Auch begann das von O. Richter beschriebene Platzen der Oberfläche von narkotisierten Keimpflanzen (Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 81. Versamml. 1909, II. Teil, 1. Hälfte, S. 160) sich an mehreren Stellen bemerkbar zu machen.

2) Ohno, Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 628 u. 629.

		Licht 8 Keimlinge	Dunkel 9 Keimlinge
Am 5. XII. waren	gekrümmt	6	8
	gerade	2	1
Die geraden krümmten sich		nicht	nicht
Maximum der Krümmung	20°	1	θ
	20—45°	θ	1
	50—80°	θ	1
	90°	2	4
	100—180°	3	2
Die Krümm. vergrößerte sich während der Beobacht. bei		5	8
Es richteten sich gerade	am nächsten Tag	θ	θ
	nach 2 Tagen	1	2
	nach 3 Tagen	θ	2
	nach 4 Tagen	2	θ
	nach 5 Tagen	1	θ
	auch nach 5 Tagen nicht .	2	4
Krümmungsebene	senkrecht zur Kotyledonarfl.	5	8
	in der Ebene der Keimblätter	θ	θ
	schief	1	θ

Die Kontrollpflanzen in normaler Luft zeigten die aus früheren Versuchen bekannten Verhältnisse.

Wir entnehmen dem Versuche, daß Äther in der verwendeten Menge sowohl im Lichte als auch im Dunkeln krümmungsverstärkend wirkt, allerdings nicht in dem Maße, wie es O. Richter unter dem Einflusse von Laboratoriumsluft festgestellt hat[1]. Besonders bemerkenswert erscheint die schon in den Vorversuchen zutage getretene Erscheinung, daß Äther die hemmende Wirkung des Lichtes bei der Einkrümmung und überdies, wie Versuch 14 lehrt, den beschleunigenden Lichteinfluß bei den zur Aufrichtung des Gipfels führenden Wachstumsvorgängen ausschaltet. Neuerdings machte sich bemerkbar, daß die einzelnen Individuen die verwendete Ätherdosis nicht in gleicher Weise vertragen. Bei den in der Tabelle ohne Krümmung verzeichneten Keimlingen war das Längenwachstum überhaupt stark unterdrückt; sie streckten sich während des ganzen Versuches kaum merklich.

Es blieb nun noch die Frage, ob Äther neben der Lichtwirkung auch die Wirkung der Schwerkraft beeinträchtige, ob sich

1) Vgl. die einleitend (S. 505) mitgeteilten Befunde Richters.

in der positiv geotropischen Verfassung des Hypokotyls irgend welche Änderungen ergeben. Zur Beantwortung der Frage diente der folgende Versuch:

Versuch 15.

2 Tage alte *Helianthus*-Keimlinge am 13. XII. in 2 Gefäße wurzelrecht gepflanzt. In Ätheratmosphäre horizontal gelegt, ein Gefäß im Licht, ein Gefäß im Dunkeln. Die Kotyledonen in verschiedener relativer Lage zur Horizontalen.

Am 15. XII: Bei sämtlichen Keimlingen ist der Gipfel des Hypokotyls genau im Sinne des positiven Geotropismus gekrümmt und zwar unabhängig von der Stellung der Kotyledonarebene zur Horizontalen.

Die angewandte Ätherdosis stört demnach, wenn wir von einer genaueren Analysis des ganzen Reizvorganges absehen, das positiv geotropische Krümmungsbestreben des Hypokotyls nicht und es blieb noch übrig zu untersuchen, wie sich der Hypokotylgipfel verhält, wenn er erst dann dem Einflusse des Narkotikums ausgesetzt wird, wenn die oberste Partie des Keimstengels die positiv geotropische Stimmung vollständig verloren hat. Der nachstehende Versuch gibt darüber Aufschluß.

Versuch 16.

Im Lichte erwachsene, 6 Tage alte *Helianthus*-Keimlinge kamen am 5. XII. in Ätheratmosphäre ($^1/_2$-proz.), ein Gefäß verblieb im Lichte, eines kam ins Dunkle. Die meisten Keimlinge zu Beginn des Versuches gerade gestreckt, einzelne höchstens bis zu 20° gekrümmt.

	Licht, 9 Keimlinge	Dunkel, 8 Keimlinge
8. XII.	4 Keiml. gekr. (20, 45, 80, 90°), 5 K. gerade	2 Keimlinge gekrümmt (45, 90°), 6 K. gerade.
9. XII.	2 K. neu gekrümmt (20, 90°), 3 K. gerade.	2 K. neu gekrümmt (80°), 4 K. gerade.
10. XII.	2 K. gerade gestreckt, bei 2 K. Krümmung vergrößert (135°), bei 2 K. Krümmung wie gestern, 3 K. bleiben gerade.	1 K. neu gekrümmt (90°), 1 K. hat sich gerade gestreckt, 1 K. mit vergrößerter Kr. (135°), bei 2 K. Krümmung wie gestern, 3 K. bleiben gerade.
12. XII.	4 K. gekrümmt, Krümmung bei allen zurückgegangen, 5 K. gerade.	1 K. neu gekrümmt (100°), 1 K. mit vergrößerter Kr. (100°), im ganzen 5 K. gekrümmt, Krümmung nur bei einem K. zurückgegangen, 3 K. gerade.

Wir sehen, daß zu einer Zeit, da unter normalen Verhältnissen die Gipfelaufrichtung im Lichte, ja sogar im Dunkeln nahezu vollständig erreicht ist, unter dem Einflusse des Äthers ein erneutes Einkrümmen erfolgt, gleichviel, ob die Wirkung des Lichtes ausgeschaltet wird oder nicht. Die Einkrümmung löst schließlich Gegenvorgänge aus, welche unter dem Einflusse des Narkotikums nicht unterdrückt werden können, so daß nach einiger Zeit doch noch eine Aufrichtung des Gipfels erreicht werden kann. Ob diese Vorgänge auch bei Anwendung von Leuchtgas endlich zum Durchbruche kommen, wäre durch Versuche festzustellen. Ebenso müßte untersucht werden, ob nicht Leuchtgas die Empfindlichkeit des Hypokotyls in seiner positiv geotropischen Stimmungsperiode gegenüber der Schwerkraft beeinträchtigt; mit Rücksicht auf den Grad der Einkrümmung in Laboratoriumsluft halte ich diese Beeinflussung indes für wenig wahrscheinlich.

F. Einfluß traumatischer Eingriffe in die Kotyledonen.

Die ersten Versuche über die aufgeworfene Frage wurden unter Anwendung recht ansehnlicher Eingriffe unter gleichzeitiger konstant gleichsinniger Schwerkraftswirkung und zum Teil unter Einwirkung des Lichtes ausgeführt.

Versuch 17.

Helianthus-Keimlinge aus Früchten, die in Sägemehl wurzelrecht angekeimt worden waren, nach 3 Tagen entschält und vor dem Einpflanzen in Erde verwundet: bei 24 Keimlingen von jedem Keimblatt eine Längshälfte weggeschnitten (nicht die aufeinander liegenden Hälften der 2 Blätter), bei 24 Keimlingen ein Kotyledo bis auf einen kurzen Stummel und bei abermals 24 Keimlingen beide Kotyledonen bis auf kurze Stummel weggeschnitten. Von jeder Gruppe ein Gefäß zu 12 Pflanzen im Lichte, eines im Dunkeln. Die Krümmung beginnt 1—2 Tage nach der Verwundung. Dauer des Versuches vom 14. XI. bis 19. XI.

		Von jedem Keimblatt fehlt eine Längshälfte		Ein Keimblatt fehlt		Beide Keimblätter fehlen	
		Licht	Dunk.	Licht	Dunk.	Licht	Dunk.
Am 14. XI. waren	gekrümmt	12	12	11	5	7	8
	gerade	0	0	1	7	5	4
Die geraden Keimlinge krümmten sich . .		am nächsten Tage					
Maximum	20—45°	4	4	1	0	3	2
der Krümmung	50—80°	2	2	2	2	2	0
	90°	5	3	6	5	3	1
	100—135°	1	3	3	5	4	6
	180°	0	0	0	0	0	3

Fortsetzung der Tabelle.

		Von jedem Keimblatt fehlt eine Längshälfte		Ein Keimblatt fehlt		Beide Keimblätter fehlen	
		Licht	Dunk.	Licht	Dunk.	Licht	Dunk.
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtung bei		allen Keimlingen					
Die Aufrichtung war erreicht	in 2 Tagen	6	0	0	0	1	0
	in 3 Tagen	4	6	3	0	0	0
	in 4 Tagen	2	1	7	2	5	0
	in 5 Tagen	0	0	2	0	2	0
	auch in 5 Tagen nicht .	0	5	0	10[1]	4	12[1]
Ebene der Krümmung	senkrecht zu d. Kotyledonen	2	0	9	5	10	9
	in der Keimblattebene . .	0	3	1	3	1	2
	schief	10	9	2	4	1	1

Die unverwundeten Kontrollpflanzen in bekannter Weise eingekrümmt.

Die Versuche zeigen, daß Verstümmelungen der Keimblätter durchaus krümmungs**verstärkend** wirken, vorzüglich dann, wenn beide Kotyledonen bis auf kurze Stummel entfernt werden. Auch unter diesem Einflusse wird wie in Ätheratmosphäre der krümmungshemmende Einfluß des Lichtes beeinträchtigt. Dasselbe macht sich bezüglich der beschleunigenden Lichtwirkung bei der Aufrichtung des Hypokotylgipfels bemerkbar. Hierbei fällt auf, daß die Vorgänge, die zur Aufrichtung des Gipfels führen, bei Keimlingen, denen ein Kotyledo fehlt und noch mehr bei solchen, die nur kurze Kotyledonarstummel haben, im Dunkeln durch geraume Zeit vollkommen unterdrückt sind; erst das Licht vermag die Prozesse rascher in Aktion zu setzen.

Der Tatsache, daß an beiden Kotyledonen unsymmetrisch verletzte Keimlinge sich meist in schiefer Ebene einkrümmten, legte ich zunächst nicht viel Bedeutung bei. Es ist ohne weiteres ein-

---

1) Die Dunkelkeimlinge, denen ein Keimblatt oder beide größtenteils genommen waren, wurden weiter beobachtet: Von den Keimlingen mit einem Kotyledo hatten nach weiteren 3 Tagen bis auf 4 alle die Vertikalstellung erreicht, von den Keimlingen mit Stummeln nicht einer. Am 30. XI. (nach 11 Tagen seit Abschluß des Versuches) kamen diese ans Licht. Nach 2 Tagen war bei 9 Keimlingen ein Rückgang der Krümmung zu beobachten, die vollkommene Vertikalstellung konnte kein Keimling erreichen. Während der ganzen Zeit dauerte das Wachstum (selbstverständlich nicht in dem Maße wie bei intakten Keimpflanzen) in der negativ geotropisch gestimmten Zone an, wie durch öfteres Umlegen der Gefäße konstatiert werden konnte.

zusehen, daß eine vollkommen normale Pflanzung derartiger Individuen nicht leicht möglich ist und jeder hierbei begangene Fehler sich im Verlaufe einer eventuellen geotropischen Reaktion bemerkbar machen muß. Wir werden im Verlaufe der späteren Auseinandersetzungen sehen, daß die Erscheinung doch mit der Art der Verwundung zusammenhängt. Zunächst seien jedoch Versuche mitgeteilt, die den Ausfall der Gipfelkrümmung verstümmelter Keimlinge bei Ausschluß der einseitigen Schwerkraftswirkung zeigen sollen. Diese Versuche wurden mit Keimlingen ausgeführt, die an beiden Kotyledonen verstümmelt worden waren.

Versuch 18.

In Sägemehl angekeimte Früchte von *Helianthus* nach 3 Tagen entschält, die Keimlinge der Kotyledonen bis auf deren Basen beraubt und in 4 Gefäße wurzelrecht gepflanzt. Ein Gefäß vertikal im Licht, eines auf dem Klinostaten im Licht, eines vertikal im Dunkeln, eines auf dem Klinostaten im Dunkeln. Verwundung am 31. I. Erste Beobachtung am 1. II. Dauer des Versuches bis 7. II.

Je 9 Keimlinge		Licht		Dunkel	
		Vertikal	Rotier.	Vertikal	Rotier.
Am 1. II. waren	gekrümmt	8	9	9	9
	gerade	1	θ	θ	θ
Maximum der Krümmung	20—45°	3	8	θ	1
	50—80°	2	1	1	3
	90°	2	θ	θ	θ
	100—135°	1	θ	7	4
	180°	θ	θ	1	1
Die Krümmung vergrößerte sich während der Beobachtung bei		8	1	9	9
Die Aufrichtung wurde erreicht	am nächsten Tag	θ	3	θ	θ
	in 2 Tagen	θ	5	θ	θ
	in 3 Tagen	θ	θ	θ	θ
	in 4 Tagen	2	θ	θ	θ
	in 5 Tagen	6	1	θ	θ
	in 6 Tagen	θ	θ	θ	θ
	auch nach 6 Tagen nicht	θ	θ	9	9
Krümmungsebene	senkrecht zu den Kotyledonen	5	8	8	2
	in der Keimblattebene	1	1	1	5
	schief	2	θ	θ	2

Die Dunkelpflanzen kamen am 7. II. ans Licht und wurden durch weitere 4 Tage beobachtet. Am 11. II. war die Aufrichtung bei allen Keimlingen erreicht oder nahezu erreicht.

Als bemerkenswerteste Tatsache ergibt sich, daß die Gipfeleinkrümmung im Dunkeln im Gegensatze zu dem Verhalten normaler Keimlinge (vgl. Versuch 7) nahezu gleich stark ausfällt, wenn die Keimlinge um die horizontale Klinostatenachse rotieren und wenn sie in vertikaler Stellung verbleiben. Sehr auffallend ist das Ergebnis im Lichte. Der Hypokotylgipfel hat durch den traumatischen Eingriff sichtlich sein geotropisches Reaktionsvermögen nicht eingebüßt und die Beeinträchtigung der krümmungshemmenden Lichtwirkung durch die Verstümmelung scheint sich vorzüglich auf die geotropische Reaktion des Gipfels zu erstrecken. Bezüglich der Wirkung des Eingriffes auf die Vorgänge der Aufrichtung bestätigt der Versuch die im Vorhergehenden gemachten Erfahrungen. Es mußte nun noch geprüft werden, ob das geotropische Reaktionsvermögen auch im Dunkeln nach Ausführung der Verstümmelung noch erhalten bleibt. Der gleiche Ausfall der Reaktion auf dem Klinostaten und in vertikaler Stellung läßt keinen sicheren Schluß zu.

Versuch 19.

Helianthus-Früchte, in Sägemehl angekeimt, wurden nach 3 Tagen entschält und die Keimlinge in bekannter Weise verstümmelt. Nach Verpflanzung in Erde wurde ein Gefäß im Lichte, eines im Dunkeln am 3. II. horizontal gelegt. In jedem Gefäße 9 Keimlinge.

4. II.: Positiv geotropische Krümmung im Hypokotylgipfel bei sämtlichen Keimlingen unabhängig von der relativen Lage der Kotyledonarebene zur Horizontalen.

5. II.: Die Keimlinge sind aus der Erde negativ geotropisch herausgekrümmt; Gipfelkrümmung verstärkt.

6. II.: Die Hypokotylgipfel sind bei 4 Dunkelkeimlingen schleifenförmig eingedreht, bei 5 Keimlingen im Dunkeln um 145° gekrümmt; Lichtkeimlinge bis zu 90° gekrümmt, 1 Lichtkeimling 135°.

9. II.: Die Lichtkeimlinge sind gerade gestreckt.

10. II.: 4 Dunkelkeimlinge sind gerade.

11. II.: Noch 2 Dunkelkeimlinge haben sich aufgerichtet.

13. II.: Ein weiterer Dunkelkeimling ist aufgerichtet.

14. II.: 2 Keimlinge bleiben gekrümmt (10 Tage nach Eintritt der Gipfelkrümmung).

Wir sehen, daß wie bei den Ätherversuchen auch diesmal eine Beeinträchtigung des positiven Geotropismus im Hypokotylgipfel nicht eintritt, die geotropische Reaktion sich vielmehr mit jenen Vorgängen, die durch die Verstümmelung hervorgerufen werden, zu verstärktem gleichgerichtetem Effekte summiert. Daß dieser Effekt bei optimaler geotropischer Reizlage der Keimlinge größer ausfallen muß, als bei Vertikalstellung, ist klar.

Es sollte nun noch untersucht werden, ob die durch sehr bedeutende Verletzungen induzierten Vorgänge nicht auch durch geringere Eingriffe hervorgerufen werden könnten und ob die in allen Dunkelversuchen zutage getretene Hemmung des zur Aufrichtung des Gipfels führenden Wachstums auch durch solche Eingriffe ermöglicht würde. Hierzu dienten die folgenden im Dunkeln ausgeführten Versuche.

Versuch 20.

Helianthus-Früchte, in Sägemehl angekeimt, wurden nach 3 Tagen entschält und die Keimlinge teils an der Basis beider Kotyledonen durch einen möglichst oberflächlichen queren Einschnitt verwundet, teils wurde nur ein Keimblatt derart verletzt. Die Keimlinge wurden sofort in 4 Gefäße mit Erde gepflanzt. Ein Gefäß enthält einseitig verletzte Keimlinge und verbleibt in vertikaler Stellung (I), ein Gefäß mit einseitig verletzten Keimlingen gelangte auf den Klinostaten (II); ein Gefäß enthielt zweiseitig verletzte Keimlinge und verblieb in vertikaler Stellung, ein Gefäß mit zweiseitig verletzten Keimlingen kam auf den Klinostaten (IV). Beginn des Versuches 12. II. Dauer bis 17. II. Alles im Dunkeln. In jedem Gefäße 9 Pflanzen.

Gefäß I: Alle Keimlinge krümmen sich vom 13. auf den 14. II. — 4 K. erreichen 80—90°, 5 K. 100—180°. Es strecken sich gerade 5 nach 3 Tagen, 4 sind am 17. II. noch gekrümmt. Die Krümmung ist bei allen senkrecht zur Kotyledonarebene, der Richtung nach von der Wundstelle weg.

Gefäß II: Alle Keimlinge krümmen sich vom 13. auf den 14. II. — 3 K. erreichen nur 45°, 5 K. 80—90°, 1 K. 135°. Es strecken sich gerade 3 nach 2 Tagen, 5 nach 3 Tagen, 1 K. ist am 17. II. noch gekrümmt. Die Krümmungsebene ist bei allen senkrecht zur Kotyledonarfläche, der Richtung nach bei 8 K. von der Wundstelle weg, bei einem K. entgegengesetzt[1]).

Gefäß III: Alle Keimlinge krümmen sich vom 13. auf den 14. II. — 8 K. erreichen 80—90°, nur ein K. 100°. Es strecken sich gerade 5 K. nach 3 Tagen, 4 K. sind am 17. II. noch schwach gekrümmt. Krümmungsebene bei 4 K. schief, bei 5 K. senkrecht zur Kotyledonarfläche.

Gefäß IV: 8 Keimlinge krümmen sich, 1 K. bleibt gerade. 1 K. erreicht bloß 20°, 3 K. 45°, 4 K. 80—90°. Es strecken sich gerade 3 schon am nächsten Tag, 1 K. nach 2 Tagen, 3 K. nach 3 Tagen, 1 K. ist am 17. II. noch gekrümmt. Krümmungsebene bei 3 K. senkrecht zur Kotyledonarebene, bei 5 K. Krümmung in der Kotyledonarebene.

Es ergibt sich, daß schon ein geringer traumatischer Eingriff in den jugendlichen Kotyledo auch ohne Mitwirkung des Geotropismus Gipfeleinkrümmungen zur Folge hat. Bezüglich der Aufrichtung des gekrümmten Teiles hingegen sehen wir, daß eine Verletzung der Keimblätter, die nicht soweit geht, daß deren größte

1) Die Krümmung des Hypokotylgipfels pflanzt sich gleichsinnig am 15. II. gegen die Basis des Hypokotyls fort. Am 16. II. ist diese Gesetzmäßigkeit nicht mehr zu beobachten.

Masse vollständig entfernt wird, den Prozeß fast gar nicht beeinflußt. Es scheint somit hier eine von der Verwundung an sich unabhängige direkte Korrelation zwischen Keimblättern und Hypokotyl zu bestehen, auf die nicht weiter eingegangen wurde. Aber noch etwas Auffälliges ergaben die geschilderten Versuche. Es zeigte sich, daß die Einkrümmungsrichtung bei einseitiger Verwundung — besonders auf dem Klinostaten — zur Verwundungsstelle in Beziehung stand. Bemerkenswert erscheint auch das viel schwächere Krümmungsbestreben jener rotierenden Keimlinge, die an zwei gegenüberliegenden Flanken durch einen Einschnitt verwundet worden waren. Schließlich sei noch an das Verhalten der Keimlinge erinnert (Versuch 17), die eine unsymmetrische Amputation ihrer Keimblatthälften erfahren hatten. Aus alledem schien hervorzugehen, daß die Verwundung nicht nur ein der Richtung nach unbestimmtes Krümmungsbestreben zu induzieren und geotropisch induzierte Krümmungen zu verstärken vermöge, sondern selbst als tropistischer, von der Verwundungsstelle nach der Krümmungszone geleiteter Reiz wirke. Die Leitung des traumatotropischen Reizes von der Wurzel in den Hypokotyl während seiner positiv geotropischen Stimmungsperiode hat Schütze¹) nachgewiesen; es war zu untersuchen, ob nicht auch in entgegengesetzter Richtung, also von den Kotyledonen aus zu dieser Zeit eine Leitung des tropistischen Wundreizes möglich ist. Zur Beantwortung der Frage dienten die folgenden unter Ausschluß von Licht und von konstant gleichsinniger Schwerkraftswirkung durchgeführten Versuche.

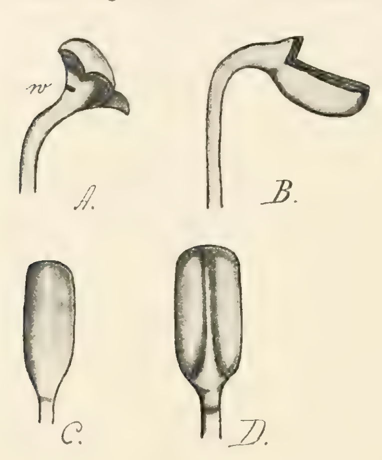


Fig. 9.
A Krümmung des Hypokotylgipfels von *Helianthus annuus* auf dem Klinostaten nach Ausführung eines beide Kotyledonen treffenden Flankeneinschnittes *(w)*, *B* nach Entfernung der zwei anliegenden Kotyledonarhälften. *C* Keimblattentwicklungsstadium, in welchem Verwundungen von Einfluß auf die Krümmungen des Hypokotyls sind, *D* Stadium, da Verwundungen den Hypokotyl nicht mehr beeinflussen.

---

1) Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons, S. 403 ff.

Versuch 21.

Die *Helianthus*-Früchte für die Versuche wurden in Sägemehl angekeimt, nach 3 Tagen erfolgte die Verwundung an den Blättern der Keimlinge, gleich darauf die wurzelrechte Pflanzung in Töpfe mit Erde und der Beginn der Klinostatenrotation. Alle Versuche im Dunkeln. Parallelkulturen mit unverletzten Keimlingen unter sonst gleichen Bedingungen.

21 a.

Vom 13. III.—17. III. 8 Keimlinge. — Die Keimlinge an der Basis eines Kotyledo durch einen queren Einschnitt verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 7 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 1 K. entgegengesetzt. Entfernung der Krümmungsstelle von der Wunde 4—6 mm.

21 b.

Vom 13. III.—17. III. 8 Keimlinge. — Die Keimlinge in der Mitte eines Kotyledo durch einen queren Einschnitt verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 4 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 4 K. keine Krümmung.

21 c.

Vom 13. III.—17. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge an der Basis eines Kotyledo durch Berühren mit einer glühenden Nadel verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 8 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 1 K. in entgegengesetzter Richtung.

21 d.

Vom 13. III. bis 17. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge an der Basis beider Kotyledonen durch einen queren, senkrecht zur Kotyledonarebene verlaufenden Einschnitt (Flankenschnitt) verwundet. Vom 14. auf den 15. III. bei 6 K. Krümmung senkrecht zur Kotyledonarebene, bei 1 K. keine Krümmung, bei 2 K. Krümmung in der Ebene der Kotyledonen und zwar von der Wundstelle weg (Fig. 9 *A*). Von den 6 senkrecht zur Kotyledonarebene gekrümmten K. zeigen 4 knapp über der bezeichneten schwachen Krümmung noch eine Krümmung von der Wundstelle weg, die sich im Verlaufe des Versuches vergrößert.

21 e.

13. III.—17. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge in der Mitte der Kotyledonen durch einen beide Keimblätter treffenden Flankenschnitt verwundet. Vom 14. auf den 15. III. 7 K. senkrecht zur Ebene der Kotyledonen, 2 K. in der Kotyledonarebene gekrümmt, von der Wundstelle weg keiner.

21 f.

Vom 16. III.—19. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge eines Kotyledo vollkommen beraubt. Vom 17. auf den 18. III. bei 7 K. Krümmung von der Wundstelle weg, bei 2 K. Krümmung in der Ebene der Kotyledonen.

21 g.

Vom 16. III.—19. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge derart verwundet, daß die zwei anliegenden Hälften der Kotyledonen weggeschnitten wurden. Vom 17. auf den 18. III. bei 8 K. Krümmung von der Wundstelle weg (Fig. 9 *B*), 1 K. nicht gekrümmt.

21 h.

Vom 18. III.—21. III. Je 9 Keimlinge. — Ein Gefäß mit Keimlingen, die an der Basis der Kotyledonen eine Flankenverwundung durch Berühren mit einer glühenden

Nadel erhalten hatten, und ein Gefäß mit an der Basis eines Kotyledo durch einen kurzen Längsschnitt verwundeten Keimlingen. — Die auftretenden Krümmungen zeigen keine Beziehung zur Wundstelle und unterscheiden sich an Größe fast gar nicht von den schwachen Krümmungen der unverwundeten Kontrollpflanzen.

21 i.

Vom 19. III.—22. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge mit einer feinen Insektennadel in der Mitte der Kotyledonen durchstochen, die Nadel in der Wunde belassen. — Kein Unterschied gegenüber den unverwundeten Kontrollpflanzen.

21 k.

Vom 19. III.—22. III. 9 Keimlinge. — Die Keimlinge rotieren unverwundet 48 Stunden. Am 21. III. erfolgt die Verwundung durch einen queren Einschnitt an der Basis eines Kotyledo. — Keine Reaktion.

Ein krümmungsrichtender Einfluß durch traumatische Eingriffe ist demnach möglich, es kann ein tropistischer Wundreiz von den Kotyledonen in die obere Krümmungszone des Hypokotyls geleitet werden. Freilich nicht in jedem Falle. Besonders wirksam sind Querverwundungen an der Basis der Keimblätter und die Amputation eines Kotyledo[1]) oder der zwei anstoßenden Hälften beider Keimblätter. Ganz unwirksam sind längsgerichtete Verwundungen und durch Berühren mit glühender Nadel an gemeinsamer Flanke beider Kotyledonen erzeugte Verletzungen. Beide Keimblätter an gemeinsamer Flanke treffende Einschnitte, die in beiläufig mittlerer Höhe ausgeführt werden, wirken noch krümmungsverstärkend, aber nicht krümmungsrichtend.

Aus der Variation des Verwundungsmodus bei den Versuchen scheint mir hervorzugehen, daß erst die Verletzung der zu diesem Zeitpunkte differenzierten Leitelemente eine tropistische Reaktion auszulösen vermag und zwar umso sicherer, je näher die Verletzung bei der Blattbasis liegt. In der oberen Hälfte der Keimblätter angebrachte Verwundungen sind wirkungslos. Der mit Rücksicht auf die Befestigung der Keimlinge in feuchtem Raume durchgeführte Versuch 21 i zeigt, daß das Durchstechen der jungen Kotyledonen mit einer Nadel auf die Krümmung des Hypokotyls keinen Einfluß ausübt. Versuch 21 k ergibt, daß eine Verwundung der Kotyledonen nur in der ersten Zeit der Entwicklung wirksam ist, während welcher der Hypokotyl wenigstens in den obersten Teilen seine ursprüngliche positiv geotropische Stimmung bewahrt. Bei normaler

---

1) Diesen Eingriff hatte schon Dufour (a. a. O., S. 37) versucht. Er erhielt das gleiche Resultat freilich nicht unter Ausschluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft.

Entwicklung ändert sich in dieser Zeit die Gestalt der Keimblätter in der in Fig. 9 C und D dargestellten Weise. Versuche ergaben, daß Kotyledonen, welche das in Fig. 9 D dargestellte Stadium erreicht haben, bei Verwundung nicht mehr befähigt sind, den Hypokotyl in seiner Krümmungstätigkeit zu beeinflussen.

G. Die Krümmungstätigkeit der Kotyledonen und die gegenseitige Beeinflussung der Keimblätter.

Anläßlich der Beobachtung des Aufrichtungsvorganges im Dunkeln wachsender Keimpflanzen war mir aufgefallen, daß einzelne Individuen, die sehr lange im Bereiche der Keimblattstiele eingekrümmt blieben, am Stiele des unteren Kotyledo eine ansehnliche Verdickung zeigten, ähnlich wie Sprosse, die an der geotropischen Aufrichtung mechanisch gehindert werden. In Fig. 10 ist ein solcher Keimling abgebildet, der schließlich unter dem Einflusse einer einstündigen Belichtung die Aufrichtung der Keimblätter nahezu vollständig erreicht hat. Die erwähnte Verdickung des zur Zeit der Krümmung unten liegenden Kotyledo ist bei *b* noch deutlich sichtbar. Darnach schien es, daß die Aufrichtung der eingekrümmten Keimblätter vorzüglich durch das Wachstum des unteren Kotyledo bewerkstelligt werde, dem ein gleichzeitiges entgegengerichtetes Krümmungsbestreben des oberen Kotyledo hemmend und hindernd in den Weg tritt. Die im Vorhergehenden mitgeteilten Versuche haben ergeben, daß Verwundungen, die in späteren Entwicklungsstadien an den Kotyledonen ausgeführt werden, die Einkrümmungsvorgänge nicht beeinflussen und es konnte somit daran gedacht werden, durch Abtragung eines Keimblattes zur Zeit, da die Krümmung des Hypokotylgipfels auf die sich mittlerweile entwickelnden Stiele der Keimblätter übergegangen, die Krümmungstätigkeit des verbleibenden Kotyledo unbeeinflußt zu erhalten.

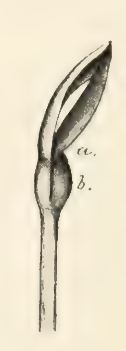


Fig. 10.
Nach einstünd. Belichtung gerade gestreckter Gipfel eines *Helianthus*-Keiml.; *a* Ort der Krümmung, *b* die von der Hemmung durch den oberen Kotyledo herrührende Verdickung des Stieles des unter. Kotyledo.

Versuch 22.

Helianthus-Früchte durch 24 Stunden in Sägemehl gequollen, hierauf entschält und die Keimlinge wurzelrecht in 4 Gefäße mit Erde gepflanzt. 2 Gefäße im Lichte, 2 im

Dunkeln. Nach 6 Tagen, wobei die Krümmung des Hypokotylgipfels auf die Kotyledonarstiele übergegangen war, bei den Keimlingen eines Gefäßes im Lichte und im Dunkeln den nach oben sehenden Kotyledo, bei den Keimlingen des zweiten Gefäßes im Lichte und im Dunkeln den nach unten sehenden Kotyledo entfernt. Die Entfernung erfolgte am 22. III. 5 h nachm. In jedem Gefäße 9 Keimlinge. Ergebnis am 23. III. 9 h vorm., im Lichte:

1. Bei den des unteren Kotyledo beraubten Keimlingen war die Lage des oberen Blattes stationär geblieben einmal, es hatte sich dies Blatt gesenkt bis zu 90° zweimal, bis zu 100° einmal, bis zu 170—180° viermal. 1 Keimling hatte schon vor der Entfernung des einen Keimblattes die Vertikallage erreicht.

2. Bei den des oberen Kotyledo beraubten Keimlingen war die Lage des unteren Blattes stationär geblieben dreimal; in den übrigen Fällen hatte sich das untere Blatt über die Scheitelknospe nach der anderen Seite umgeschlagen und zwar bis zu 90° (Gesamtdrehung von der Anfangslage gerechnet 180°) fünfmal, bis zu 45° (Gesamtdrehung 90°) einmal.

Ergebnis im Dunkeln:

3. Das obere Blatt hatte sich bei den des unteren Kotyledo beraubten Keimlingen gesenkt bis zu 90° zweimal, bis zu 100° dreimal, bis zu 170—180° viermal.

4. Bei den des oberen Blattes beraubten Keimlingen war die Lage des unteren Blattes stationär geblieben sechsmal, einmal hatte sich das Blatt bis zu 45° über die Stammknospe umgeschlagen, einmal bis zu 135° gesenkt. Ein Keimling hatte schon vor dem Beginn des Versuches die Vertikallage erreicht.

Versuch 23.

Gleich vorbereitetes Material. 2 Gefäße mit je 13 im Dunkeln gezogenen Keimlingen. Nach 6 Tagen bei sämtlichen Keimlingen das obere Blatt entfernt. 1 Gefäß gleich darauf ans Licht. Beginn des Versuches 24. III. 11^{50} h vorm.

Schon am Nachmittage hatte sich bei vielen Keimlingen im Lichte das untere Blatt gehoben.

Am 25. III. 9 h vorm. zeigte sich bei den Keimlingen im Lichte das untere Blatt in sieben Fällen über dem Sproßgipfel umgeschlagen, in vier Fällen war es bis zur Vertikallage gelangt. 2 Keimlinge hatten diese schon vor dem Versuche erreicht. — Bei den Dunkelkeimlingen war die Lage des unteren Blattes in einem Falle stationär geblieben, in neun Fällen hatte das Blatt die Vertikallage erreicht, in zwei Fällen hatte es sich schwach über die Gipfelknospe geneigt und in einem Falle über die Knospe bis zu 90° umgeschlagen.

Nach der Entfernung des Kotyledo auf dem Klinostaten rotierende Keimpflanzen zeigten die gleichen Erscheinungen.

Die Versuche ergeben, daß die auf Grund der Verdickungserscheinung am unteren Keimblattstiel gemachte Annahme richtig war. Zur Zeit, da die Einkrümmung des Hypokotylgipfels unbeeinflußt von der Schwerkraft, wie wir vorhin gesehen, auf die Stiele der Keimblätter in nahezu konstanter Ebene übergegangen ist, sind die zur Gegenkrümmung führenden Wachstumsvorgänge im unteren Kotyledo schon wirksam. Das obere Keimblatt behält hingegen das

vom Hypokotyl übernommene und entsprechend seiner inneren Struktur rücksichtlich der Ebene modifizierte Krümmungsbestreben noch durch einige Zeit bei. Dieses ist in der Regel anfänglich bedeutend stärker als jenes. Das Licht beeinflußt, wie wir gesehen, dieses nicht (Vergleich von 1 und 3 in Versuch 22), jenes in positivem Sinne (Vergleich von 2 und 4 in Versuch 22). Daher ändert sich im Lichte das gegenseitige Intensitätsverhältnis der einander widerstrebenden Krümmungen dermaßen, daß die Vertikallage als Resultierende der gegeneinander wirkenden Kräfte sehr bald erreicht wird. Diese Beeinflussung durch das Licht macht sich auch dann bemerkbar, wenn, wie in Versuch 23, die Keimlinge im Dunkeln erwuchsen und erst nachträglich dem Lichte exponiert werden. Das geschilderte Verhalten der beiden, die Einkrümmung des Hypokotyls weiterführenden Keimblätter ist meiner Meinung nach recht beachtenswert. Denn, da das obere Keimblatt ganz offenkundig die Wachstumsverhältnisse der konvexen Hypokotylhälfte übernimmt, scheint es nicht ausgeschlossen, daß wir auch in dem Wachstumsbestreben des unteren Kotyledo die Fortführung der in der konkaven Hypokotylhälfte bestandenen Wachstumstendenz vor uns haben. Darnach wäre schon vor dem Übergange der Krümmung auf die Kotyledonarstiele im Hypokotylgipfel die Tendenz zur Gegenwirkung vorhanden, die unter dem verstärkenden Einflusse des Lichtes auch zum sichtbaren Effekte gelangen muß. Unter dieser Voraussetzung wäre die bei allen Versuchen zutage getretene hemmende Wirkung des Lichtes im Prozesse der Einkrümmung und die beschleunigende Wirkung bei der Aufrichtung des Gipfels nicht auf eine Beeinflussung des Wachstums im konvex werdenden Gipfelteile, sondern vielmehr auf eine Verstärkung jener Vorgänge zurückzuführen, die in der gegenüberliegenden Seite durch die Einkrümmung induziert, einer entgegengesetzten Richtung zustreben. Darnach wäre schließlich die nachgewiesenermaßen unter dem Einflusse der belichteten Kotyledonen geschwächte positiv geotropische Reaktion des Hypokotylgipfels nach vollzogenem Stimmungswechsel seiner basalen Teile nicht durch eine Beeinträchtigung der geotropischen Empfindlichkeit der betreffenden Zone verursacht, vielmehr dadurch, daß zu dieser Zeit das Licht der durch den Schwerkraftsreiz induzierten Bewegung hemmend entgegentritt.

Zum Schlusse möchte ich noch beifügen, daß sich die entgegengesetzten Wachstumstendenzen der beiden Kotyledonen auch dadurch bemerkbar machen, daß bei ursprünglich schiefer Krümmungsebene

des Hypokotyls die fest zusammenschließenden Kotyledonen in ihrer Ebene gegeneinander verschoben werden wie zwei gegeneinander gedrückte Platten bei nicht vollkommen normaler Wirkungsrichtung der drückenden Kraft.

H. Zusammenfassung.

1. Die Einkrümmung des Hypokotylgipfels von *Helianthus annuus* ist in ihrer Anlage eine rein positiv geotropische Reaktion und als solche von der Lage der keimenden Frucht abhängig.

2. Die Einkrümmung wird verstärkt, wenn der Gipfel von der aufwärts strebenden Basis des Keimstengels durch die Erde geführt wird oder bei oberflächlicher Lage der Frucht diese an irgend einer Unebenheit des Bodens Widerstand findet. Der Zeitpunkt der Befreiung von Frucht- und Samenhülle hat auf den Verlauf der Krümmung gar keinen Einfluß.

3. Auch ohne mechanischen Einfluß und nach Verlust der positiv geotropischen Reaktionsfähigkeit im Hypokotylgipfel kann sich die Krümmung mäßig verstärken. Allmählich geht sie sodann vom obersten Hypokotylteile auf die sich mittlerweile streckenden Kotyledonarstiele über und stellt sich aus jeder Anfangslage in eine Ebene ein, die auf der Keimblattfläche senkrecht steht.

4. Verwundungen an der basalen Hälfte der Kotyledonen, wenn sie vor oder zu Beginn der zweiten Periode lebhafteren Hypokotylwachstums erfolgen, der Aufenthalt in einer Ätherdampf enthaltenden Atmosphäre, gleichviel, zu welchem Zeitpunkte dieser einsetzt, schließlich die mangelhafte Wasserversorgung der Keimlinge veranlassen eine Einkrümmung auch ohne den Einfluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft. Die positiv geotropische Reaktion wird durch die genannten Eingriffe jedoch nicht gestört; der ansehnliche Krümmungseffekt unter den genannten Bedingungen setzt sich demnach aus zwei Reaktionen zusammen.

5. Zu dem unter 4 genannten Zeitpunkte an den Keimblättern angebrachte Verwundungen können bezüglich der Krümmung richtungsbestimmend wirken: die Krümmung erfolgt bei Ausschluß anderer Faktoren von der Wundstelle weg. Es ist demnach die Fortleitung eines traumatotropischen Reizes von den Kotyledonen in die Krümmungszone möglich, am sichersten, wenn die Verwundung

die zu diesem Zeitpunkte differenzierten Leitelemente in der unteren Kotyledonarhälfte getroffen hat.

6. Das Licht als diffuses Agens wirkt, ausgenommen die Zeit des positiv geotropischen Wachstums im ganzen Hypokotyle, auf die Einkrümmungsvorgänge des Gipfels hemmend, auf die Gegenvorgänge beschleunigend ein. Diese Lichtwirkung geht von den Keimblättern aus. Die direkte Belichtung der Krümmungzsone bei verdunkelten Kotyledonen beeinflußt die Vorgänge nicht merklich. Durch den Äther- und Verwundungsreiz und durch mangelhafte Wasserversorgung wird die Lichtwirkung bald vollständig, bald teilweise kompensiert. Die krümmungshemmende Wirkung des Lichtes bezieht sich auch auf die positiv geotropische Reaktion des Hypokotylgipfels.

7. Zur Zeit, da die Gipfelkrümmung auf die Kotyledonarstiele übergegangen ist, herrscht in diesen nachweislich eine entgegengesetzte Wachstumstendenz. Der obere Kotyledo führt die vom Gipfel des Stengels übernommene Krümmung gleichsinnig fort, der untere strebt, zunächst vollkommen erfolglos, nach der entgegengesetzten Richtung. Das Licht beeinflußt das Wachstum des oberen Kotyledo nicht, fördert hingegen das Krümmungsbestreben des unteren Kotyledo bedeutend. Die Vertikallage der Keimblätter resultiert aus der Wirkung der entgegengesetzten Kräfte und muß nach dem Gesagten am Lichte eher denn im Dunkeln eintreten. Möglicherweise herrschen die geschilderten Verhältnisse schon vor dem Übergange der Krümmung auf die Stiele der Keimblätter, wonach sich die von den Kotyledonen ausgehende Lichtwirkung wesentlich auf Prozesse bezöge, die, durch die primäre Einkrümmung induziert, in der konkav werdenden Seite des Hypokotylgipfels vor sich gehen.

8. Zur Geradstreckung des Hypokotyls und zur Aufrichtung der Kotyledonen, Vorgängen, denen eine Gegenkrümmung unter der Krümmungszone liegender Partien vorangeht, bedarf es des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerkraftsreizes nicht.

9. Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur haben auf den Ausfall und Grad der Reaktion keinen Einfluß; es werden nur die betreffenden Wachstumsvorgänge beschleunigt, beziehungsweise verzögert.

II. Der Einfluß der Schwerkraft und des diffus wirkenden Lichtes auf die Gipfeleinkrümmung anderer, im Ruhezustande gerader Embryonen aus endospermlosen Samen.

A. Versuche mit Compositen.

Anschließend an die Versuche mit *Helianthus annuus* wurden einige andere Compositen auf die Beteiligung des Schwerereizes und auf die Lichtwirkung bei der Gipfelkrümmung des Hypokotyls und seiner Aufrichtung untersucht. Die für den Keimstengel der Sonnenblume festgestellten Verhältnisse fand ich wieder bei *Chrysanthemum carinatum* Schousb., *Dimorphotheca pluvialis* Moench. und zwar bei Embryonen aus beiderlei Früchten, *Onopordon Acanthium* L., *Silybum Marianum* (L.) Gärtn. und bei den großen Keimlingen von *Xanthium strumarium* L. Was die zeitliche Dauer und den Grad der Einkrümmung und was den Beginn der Aufrichtungsvorgänge anbelangt, ähnelt diese Pflanze *Helianthus* am meisten. Die Keimlinge der anderen genannten Arten setzen mit der Aufrichtung ihres Gipfels viel früher ein, so daß selbst im Dunkeln nach längstens 3 Tagen die Vertikalstellung bei allen Individuen erreicht ist.

In den späteren Stadien der Entwicklung unterscheiden sich von *Helianthus* rücksichtlich der Einkrümmungsvorgänge die Embryonen aus den schwach gekrümmten Früchten von *Calendula officinalis* L. und die Keimpflanzen aus den schmalen langgestreckten Früchten von *Bidens leucantha* Willd. und *Tagetes patula* L. Bei allen diesen tritt zu der primären, positiv geotropischen Einkrümmung des Gipfels im Dunkeln eine viel stärkere Nachkrümmung hinzu, als wir sie unter sonst normalen Verhältnissen bei der Sonnenblume feststellen konnten. Besonders stark ist die Nachkrümmung in den Kotyledonen von *Bidens*, die hier in vielen Fällen zu Schleifenbildung führt. Dementsprechend setzt die Aufrichtung des Hypokotylgipfels und der Keimblätter, welche unter konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft nicht früher erreicht wird als bei Rotation um die horizontale Klinostatenachse, viel später ein als bei den oben genannten verwandten Typen. Der krümmungshemmende Einfluß und die beschleunigende Wirkung des Lichtes im Prozesse der Geradstreckung des Gipfels tritt bei diesen Pflanzen besonders deutlich zutage. In längstens 48 Stunden nach Eintritt des geotropischen Stimmungswechsels in der Hypokotylbasis und bei Ausschluß

mechanischer Hemmungen stehen die Lichtkeimlinge völlig gerade da, während hierzu im Dunkeln 5—6 Tage benötigt werden.

Schließlich fand ich Typen, die sich nicht nur in den späteren Stadien der Keimstengelentwicklung von *Helianthus* unterscheiden, sondern gleich in den ersten Phasen der Hypokotylstreckung ein abweichendes Verhalten zeigen. Die positiv geotropische Stimmung des Hypokotyls dauert äußerst kurz an und macht im ganzen Hypokotyl ziemlich gleichzeitig einer negativ geotropischen Stimmung Platz. Demnach erscheinen die Keimlinge aus normaler Anfangslage nur selten in gekrümmtem Zustande über dem Boden, vielmehr durchbrechen die Kotyledonen vom negativ geotropischen Hypokotyl gehoben am Pappusende die Frucht[1]) oder erscheinen bei größerem Widerstande der apikalen Wand und lockerem Boden samt der Fruchthülle über der Erde. Selbst im Dunkeln folgt darauf nur eine sehr schwache Abweichung von der Vertikalen und nicht immer. Dies Verhalten zeigten bei meinen Versuchen die Keimlinge von *Crupina vulgaris* Pers., *Carthamus leucocaulos* Sibth. et Sm. und *Xeranthemum cylindraceum* Sibth. et Sm. Ihre Früchte sind mit mehr oder weniger breit ausladenden Flugkelchen versehen, ihre normale Pflanzung in freier Natur muß demnach größtenteils wurzelrecht und oberflächlich erfolgen. Die kurz andauernde positiv geotropische Stimmung des Keimstengels und das fast vollständige Fehlen eines stärkeren Krümmungsbestrebens im Gipfel des Hypokotyls mag mit dieser Tatsache im Zusammenhange stehen.

B. Versuche mit *Cucurbita Pepo* L.

Abgesehen von Hemmungen durch das Substrat hat bei der Keimung von *Cucurbita* die Samenschale selbst einen sehr wesentlichen mechanischen Einfluß auf die Krümmung des Keimstengels. Die Rolle, die der eigentümliche Zapfen an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel bei der Befreiung des Keimlings von der Samenschale spielt, ist allgemein bekannt und es braucht auf die Entwicklung des geburtshelfenden Organs, das Noll als Stemmorgan bezeichnet hat[2]), zunächst umso weniger eingegangen zu werden,

---

1) Auf diesen Keimungsmodus macht schon Klebs aufmerksam. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuch. aus dem botan. Inst. zu Tübingen, IV. Heft, 1885, S. 607.

2) Noll, Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb. 1901, Ergänzungsband I, S. 145.

als dies späterhin in einem besonderen Kapitel ausführlich geschehen wird. Durch den aufwärts strebenden Hypokotyl, dessen einseitig verbreiterte Basis sich gegen die untere Schalenhälfte stemmt, wird der Gipfel mit den großen Kotyledonen durch den Gegendruck der oberen Schalenhälfte scharf eingekrümmt und schließlich emporgehoben. Zur Feststellung der Frage nach der Beteiligung des Schwerkraftsreizes an der Gipfeleinkrümmung war es daher zunächst nötig, den mechanischen Einfluß der Samenschale zu beseitigen. Zu diesem Zwecke wurden die ruhenden Embryonen nach erfolgter Quellung von der Schale befreit und in diesem Zustande weiter verfolgt. Die Quellung geschah zunächst in wurzelrechter Stellung in feuchtem Sägemehl, und erst, als sich herausgestellt hatte, daß auch ein zwei- bis dreitägiges Liegen im Wasser von keinem Einfluß auf die bei Beginn der Streckung einzuschlagende Wachstumsrichtung ist, wurde diese Art der Quellung vielfach angewendet. Hierbei ist darauf zu achten, daß das Wasser, in dem die Samen liegen, ein- bis zweimal des Tages gewechselt wird, um das Aufkommen von Fäulnisbakterien, die sich bei *Cucurbita*-Samen mit ihren eingetrockneten Fruchtfleischresten außerordentlich leicht einstellen, hintanzuhalten. Entsprechend dem Versuche 6 mit *Helianthus*-Keimlingen wurden die Embryonen von *Cucurbita* auf ihr Verhalten bei Keimung auf dem Klinostaten untersucht. Es stellte sich heraus, daß der Hypokotyl zu Beginn der Streckung nicht in dem Maße kurvipetal ist wie bei *Helianthus*. Sowohl in den belichteten als auch in den dunkeln feuchten Zylindern, die um die horizontale Achse des Klinostaten rotierten, krümmten sich die Hypokotyle nach Wachstumsbeginn sehr mäßig. Es machten sich sehr starke individuelle Verschiedenheiten bemerkbar. Unter jeder Versuchsgruppe fanden sich Keimstengel, die sich, gleichviel ob das Licht auf sie einwirkte oder nicht, überhaupt nicht krümmten, solche, die ganz schwache, der Ebene nach unbestimmte Krümmungen ausführten, und einige wenige, die als Krümmungsmaximum 90° erreichten. Im Verlaufe der Entwicklung richteten sich die Hypokotyle gerade und wuchsen vom kräftig entwickelten Wurzelwerke mit Wasser versorgt ohne Schädigung besonders im Dunkeln zu ansehnlicher Länge heran. Wurden Embryonen in wurzelrechter Stellung oder in verschiedener relativer Lage zur Horizontalen in fixer feuchter Kammer an den Kotyledonen festgemacht, so machten sich im Gegensatze zu *Helianthus*, dessen Hypokotyl von allem Anfange an ohne jede merkliche Abweichung von der durch den

positiven Geotropismus vorgezeichneten Richtung wächst, bei einzelnen Individuen in den ersten Phasen der Streckung schwache Abweichungen von der durch die Schwerkraft bestimmten Richtung bemerkbar. Diese glichen sich indes sehr bald aus. Jedenfalls handelt es sich hierbei um Individuen, die sich auch bei Keimung auf dem Klinostaten eingekrümmt hätten. Wenn wir *Helianthus* zum Vergleiche heranziehen, so scheinen die Keimstengel von *Cucurbita* zu Beginn der Keimung nicht in dem Maße geotropisch empfindlich zu sein wie jene. Die negativ geotropische Reaktion in der Hypokotylbasis erfolgt, wie noch aus späteren Versuchen hervorgehen wird, frühestens nach Ablauf von 48 Stunden seit Keimungsbeginn. Es mußte nun festgestellt werden, ob sich nach Ablauf der rein positiv geotropischen Wachstumsperiode und mit dem Einsetzen des aufwärts gerichteten Hypokotylwachstums auf dem Klinostaten der obere Teil des Keimstengels frei von jeder mechanischen Hemmung noch einzukrümmen vermag oder nicht. Hierzu diente der folgende Versuch.

Versuch 24.

Cucurbita-Samen am 16. II. wurzelrecht in Sägemehl gepflanzt. Am 21. II. Keimlinge mit vollständig geradem Hypokotyl ausgewählt, entschält und in Erde gepflanzt, so daß das Hypokotyl vom Stemmorgan aufwärts in die Luft ragt. 2 Gefäße; das eine kommt auf den Klinostaten, das andere bleibt vertikal. Dunkel. Am 22. II. sind die Keimlinge noch gerade.

	Rotierend, 9 Keimlinge	Vertikal, 9 Keimlinge
23. II.	3 Keimlinge im Hypokotylgipfel gekrümmt; 1 K. 45°, 2 K. 20°; 6 K. vollkommen gerade.	Alle 9 Keimlinge sind im Hypokotylgipfel gekrümmt; 2 K. 20°, 3 K. 45°, 3 K. 90°, 1 K. 100°.
24. II.	Die gekrümmten K. haben sich gerade gestreckt, die geraden K. bleiben gerade.	Die Krümmung hat sich bei 3 K. vergrößert.
25. II.	Ganz schwache Krümmungen in den Kotyledonarstielen bei 4 K.	Die Krümmung geht bei 8 K. etwas zurück; bei sämtlichen K. ist sie auf die Kotyledonarstiele übergegangen.

Krümmungshemmende Lichtwirkung wie bei *Helianthus*.

Die aus den Versuchen sich ergebenden Verhältnisse erinnern vollkommen an die Ergebnisse der entsprechenden Versuche mit *Helianthus* (Versuch 7). Die Gipfeleinkrümmung ist auch bei *Cucurbita* selbst dann, wenn sie erst nach Beginn des negativ geo-

tropischen Hypokotylwachstums einsetzt, eine vorzüglich positiv geotropische Reaktion, die mitunter autonom verstärkt werden kann.

Schließlich sei noch ein Versuch beigefügt, aus dem hervorgeht, daß sich die Vorgänge der Aufrichtung wie bei *Helianthus* vom Lichte beschleunigt und auch ohne die Mitwirkung konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft abspielen.

Versuch 25.

Durch 24 Stunden gequollene *Cucurbita*-Samen am 31. XII. in Erde flach gepflanzt; 4 Gefäße im Lichte, 4 im Dunkeln. Das scharfe Knie des Hypokotyls erschien in den Gefäßen nach 5—7 Tagen. Zu diesem Zeitpunkt der Keimlingsentwicklung kommen 2 Gefäße auf den Klinostaten im Dunkeln, 2 Gefäße auf den Klinostaten im Lichte, je 2 Gefäße im Dunkeln und im Lichte verbleiben in normaler Stellung.

a) Die Dunkelkeimlinge:

	Rotierend	Vertikal
6. I.	Der sich streckende Hypokotyl führt die Kotyledonen aus der Schale.	
7. I.	Der Hypokotyl hat in der Hauptstreckungszone eine starke Gegenkrümmung in gleicher Ebene ausgeführt; der obere Teil des Hypokotyls ist gerade gestreckt.	Gegenkrümmung der Hauptstreckungszone schwach; Hypokotylgipfel bleibt eingekrümmt, in der Mehrzahl 90°, 2 Keimlinge 120°.
8. I.	Hypokotyl zirkumnutiert, Gipfel gerade.	Die Krümmung des Hypokotylgipfels ist auf die Kotyledonarstiele übergegangen. Die Krümm. geht zurück.
9. I.	Die Kotyledonen führen in ihren Stielen verschiedene unregelmäßige Bewegungen aus.	Die Keimlinge haben sich bis auf einen gerade gestreckt. In den folgenden Tagen treten unregelmäßige Bewegungen der Kotyledonen auf.

b) Die Lichtkeimlinge:

	Rotierend	Vertikal
6. I.	Der sich streckende Hypokotyl führt die Kotyledonen aus der Schale.	
7. I.	Der Hypokotyl zeigt in der Hauptstreckungszone eine starke Gegenkrümmung, Gipfel vollkommen gerade gestr.	Die Gegenkrümmung schwach, doch bemerkbar; Gipfel schwach eingekrümmt.
8. I.	Hypokotyl in allen Teilen gerade.	Alle Keimlinge gerade.
9. I.	Die Kotyledonen entfalten sich bei allen Pflanzen regelmäßig.	

Aus den Versuchen ergibt sich: Die Gipfeleinkrümmung der Keimpflanzen von *Cucurbita* ist auch nach der Befreiung von der Samenschale eine positiv geotropische Reaktion, zu welcher sich bei manchen Individuen ein schwaches autonomes Krümmungsbestreben gesellt. Zur Rückführung der Gipfelkrümmung, die aus jeder Anfangslage[1]) in konstanter Ebene auf die Stiele der Kotyledonen übergeht, genügt der Autotropismus, der zunächst in Regionen unterhalb der Gipfeleinkrümmung zu einer Gegenkrümmung in gleicher Ebene führt. Das Licht hemmt die Einkrümmungsvorgänge des frei beweglichen Gipfels und beschleunigt die Vorgänge, die zu seiner Aufrichtung führen. Ob die Lichtwirkung auch bei *Cucurbita* von den Kotyledonen ausgeht, wurde nicht untersucht.

C. Versuche mit *Cucumis sativus* L.

Was über die Beeinflussung der Keimstengelkrümmung durch die Samenschale bei *Cucurbita* gesagt wurde, gilt auch für den Keimling der Gurke. Zunächst wurden mit dieser Pflanze Versuche über die Tätigkeit des freien Hypokotyls zu Beginn seiner Streckung unter Ausschluß einseitig wirkender Schwerkraft und unter normaler Schwerkraftswirkung bei verschiedener Anfangslage des ruhenden Embryos ausgeführt. Hierbei ergab sich ein ganz unerwartetes Resultat. Wurden die Samen, nachdem sie in wurzelrechter Stellung in feuchtem Sägemehl durch höchstens 12 Stunden gequollen hatten, entschält und die Embryonen gleich darauf, in feuchten Zylindern an den Kotyledonen befestigt, auf den Klinostaten gebracht, so zeigte sich im Dunkeln gleich bei der nach 24 Stunden einsetzenden Keimung die Tendenz des Keimstengels sich einzukrümmen. Nach weiteren 24 Stunden hatte die Krümmung 180° erreicht und am dritten Tage wiesen die Keimlinge das in Fig. 11 dargestellte Bild auf. Mit nur ganz wenigen Ausnahmen sehen die Keimlinge, die doch unter Ausschluß aller wachstumsrichtender Außenfaktoren

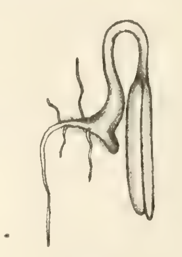


Fig. 11. Auf dem Klinostat. i. Dunkeln erwachs. Embryo von *Cucumis sativus*. 3 Tage alt.

1) Daß bei vertikaler Pflanzung der Hypokotyl in der großen Mehrzahl der Fälle sich senkrecht zur Kotyledonenfläche einkrümmt, ist nach den Erfahrungen mit *Helianthus* selbstverständlich.

ihr Wachstum begonnen hatten und fortsetzten, so aus, als wären sie, wie unter normalen Verhältnissen zumeist, aus flach liegenden Samen unter dem hemmenden Einfluß der Samenschale erwachsen. Dies Ergebnis ist um so bemerkenswerter, als sich die Keimlinge in den fixen feuchten Kammern in hohem Maße geotropisch empfindlich erwiesen. Aus jeder beliebigen Ausgangslage stellte sich der Hypokotyl gleich nach Beginn des Wachstums in die durch den positiven Geotropismus vorgezeichnete Richtung ein. Nur die vertikal fixierten Embryonen zeigten zu Beginn der Keimung kleine, eben noch merkliche Abweichungen von der Normalen, die sich sehr bald unter dem Einflusse der Schwerkraft ausglichen. Der Keimstengel von *Cucumis* ist also zu Beginn der Keimung kurvipetal, die Krümmungsebene überdies bei den meisten Individuen streng vorgezeichnet und zwar so, wie sie bei der normalen Keimung zumeist am sichersten zum Ziele führt. Gleichzeitig ist der Keimstengel aber auch geotropisch empfindlich, so daß unter dem Einflusse der Schwerkraft stets nur eine streng positiv geotropische Krümmung ausgeführt wird, gleichviel, ob diese der Konstruktion der Samenschale entspricht oder nicht.

Man könnte daran denken, daß das konstant gleichmäßige Verhalten unter Ausschluß einseitig wirkender Schwerkraft keimender Embryonen auf einer Nachwirkung jenes Schwerkraftseinflusses beruhe, der zur Zeit der embryonalen Entwicklung in der reifenden Frucht auf die Keimlinge gewirkt hat. In der Tat wenden bei hängenden Gurken die Samen durchwegs ihre Breitseiten der Horizontalen zu. Noll hat zum erstenmale anläßlich seiner Versuche mit *Cucurbita* diese Möglichkeit in Betracht gezogen und der Ausschließung des genannten Faktors eigene Versuche gewidmet. Mit negativem Resultat [1]). Es scheint mir der Gedanke auch schon deshalb wenig wahrscheinlich, da die Entwicklung des Embryos in der Samenknospe, soweit die bisherigen Versuche ein Urteil gestatten [2]), völlig unabhängig von der relativen Angriffsrichtung der Schwerkraft vor sich geht. Viel eher haben wir in dem Verhalten des unter Ausschluß äußerer richtender Faktoren keimenden Embryos die Folge einer erblich fixierten plasmatischen Struktur zu erblicken, die sich im Zusammenhange mit der Gestaltung des Embryos und seiner Hülle ausgebildet hat. Nicht allgemein ist es bis zu einem

1) Noll, a. a. O., S. 158.

2) Vgl. Vöchting, a. a. O., S. 114—117 u. S. 194.

solchen Grade der Anpassung der inneren Wachstumsbedingungen an die morphologischen Verhältnisse gekommen. Schon *Cucumis* selbst zeigt Ausnahmen, wie schon hervorgehoben wurde, und gleichzeitig sei auf *Cucurbita* verwiesen, deren vollkommen gleichwertigen formativen Vorgänge keine in gleichem Maße fixierten inneren Wachstumsbedingungen im Gefolge haben. Die erblich übernommene Struktur ist aber auch bei *Cucumis* außerordentlich labil. Der Schwerereiz vermag es, sie gleich zu Beginn des Wachstums völlig zu verändern. Die am Lichte auf dem Klinostaten keimenden Embryonen von *Cucumis* reagieren im großen und ganzen wie die Dunkelpflanzen, nur erreicht die Einkrümmung nicht den gleichen Grad.

Es mußte nunmehr untersucht werden, wie sich der Hypokotyl verhält, wenn seine Basis negativ geotropisch geworden, und wie lange seine positiv geotropische Reaktionsfähigkeit im Gipfel anhält. Dem Versuche 8 (Seite 533) entsprechend durchgeführte Versuche zeigten, daß der Gipfel des Keimstengels von *Cucumis* längstens 4 Tage nach Keimungsbeginn noch positiv geotropisch zu reagieren vermag. Parallelversuche auf dem Klinostaten und in vertikaler Stellung mit möglichst geraden Keimlingen, die in feuchtem Sägemehl nach Entfernung der Samenschale wurzelrecht angekeimt und hier bis zur Erreichung der negativ geotropischen Stimmung im Hypokotyl (48 Stunden nach Keimungsbeginn) belassen worden waren, zeigten, daß auch in diesem Stadium der Entwicklung die Kurvipetalität des Hypokotyls in seiner positiv geotropisch gestimmten Zone völlig erhalten geblieben ist. Die unter Ausschluß einseitiger Schwerewirkung nach Beginn der zweiten Periode lebhaften Hypokotylwachstums eintretenden Gipfelkrümmungen betrugen im Dunkeln zumeist 90°, bei den in vertikaler Stellung wachsenden Keimlingen summierte sich dies autonome Krümmungsbestreben mit der positiv geotropischen Reaktion.

Zur Geradstreckung der Gipfelzone und der Kotyledonen, auf deren Stiele wie bei den früheren Versuchspflanzen die Gipfeleinkrümmung übergeht, bedarf es des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerkraftsreizes nicht. Der Autotropismus genügt. Die bekannte Gegenkrümmung in gleicher Ebene erreicht bei *Cucumis* auf dem Klinostaten einen Grad, der selbst die schon Rimmer aufgefallene Reaktion des Kürbishypokotyls[1]) weit übertrifft. Die Aufrichtung

1) Rimmer, a. a. O., S. 412—413.

des Gipfels wird nach der normalen Befreiung der Kotyledonen von der Samenschale im Lichte in 24 Stunden, im Dunkeln nach 3 Tagen erreicht.

Nach dem Vorhergehenden ist der Krümmungsvorgang im Hypokotylgipfel von *Cucumis* insofern von dem entsprechenden Vorgange bei den bisherigen Versuchspflanzen verschieden, als sich in stärkerem Maße zur positiv geotropischen Reaktion ein autonomes Einkrümmungsbestreben gesellt, das auf dem Klinostaten bei Keimlingen, deren Hypokotyle in der Basis die geotropische Umstimmung erfahren haben, in der Gipfelzone rein zum Ausdrucke kommt.

D. Versuche mit *Cyclanthera explodens* Naud.

Mit Übergehung aller Versuche, die zu gleichen Resultaten führten wie die entsprechenden Versuche mit Keimlingen von *Cucurbita*, sei gleich das hervorgehoben, wodurch sich *Cyclanthera* von allen bisherigen Versuchspflanzen unterscheidet. Der Unterschied liegt in dem Verhalten des eingekrümmten Gipfels erwachsener Pflanzen im Dunkeln. Während nach der normalen Hebung der Keimblätter über den Boden im Lichte die Vertikalstellung des Gipfels innerhalb 9 bis 12 Stunden völlig erreicht ist, erreicht der Gipfel im Dunkeln die Vertikallage überhaupt nicht. Ich ließ im Dunkeln erwachsene Keimpflanzen, solange sie sich überhaupt lebenskräftig und genügend fest erhielten, stehen: kein einziges Individuum konnte die Vertikallage erreichen. Es zeigte sich im Verlaufe von 9 Tagen, während welcher die Stellung des Gipfels täglich zweimal kontrolliert wurde, ein langsames und beständiges Heben und Senken der Kotyledonen im Winkelraume 90—180°. Hierbei ging die Krümmung nicht wie sonst völlig auf die Kotyledonarstiele über, bewahrte vielmehr ihre ursprüngliche Lokalisation so ziemlich während der ganzen Beobachtungszeit. Dementsprechend blieb auch die Einstellung in die Ebene senkrecht zur Kotyledonarfläche bei anders gearteter Anfangslage aus. Das Hypokotylwachstum war indes, solange es die Ernährungsbedingungen gestatteten, ein völlig normales. — Dunkelkeimlinge, die vor 3 Tagen über dem Boden erschienen waren und eine Länge von 7 bis 9 cm erreicht hatten, gelangten an einem Tage von mäßiger Helligkeit um 11^{30}h ans Licht. Ein Gefäß wurde in vertikaler Stellung belassen, eines kam nach Befestigung der etiolierten Keimlinge an Stäben auf den Klinostaten. Schon am nächsten Vormittage war die starke, ur-

sprünglich 180° betragende Gipfeleinkrümmung bei den Keimlingen beider Gefäße auf 90° zurückgegangen, am Nachmittage desselben Tages hatten sich sämtliche Keimlinge fast vollends gerade gestreckt und am Morgen des folgenden Tages waren auch ihre Keimblätter auseinander gewichen. Die Aufrichtung des eingekrümmten Gipfels von *Cyclanthera* ist nach allem eine photonastische Erscheinung. Das Licht übt hier nicht nur eine beschleunigende Wirkung auf jene selbstregulatorischen Vorgänge aus, die durch die primäre, positiv geotropische und autonom verstärkte Einkrümmung induziert, eine Gegenkrümmung veranlassen, sondern ist zu dieser unbedingt nötig. Das geschilderte Schwanken des Gipfels bei fortgesetztem Wachstum im Dunkeln läßt allerdings erkennen, daß sich auch bei *Cyclanthera* Gegenbestrebungen selbstregulatorisch einstellen, die indessen erst und nur unter dem Einflusse des Lichtes zur völligen Überwindung der primären Einkrümmungstendenz gelangen. Eine weitere Analysis des photonastischen Vorganges war nicht beabsichtigt.

E. Versuche mit *Scabiosa prolifera* L.

Obwohl die Samen der Dipsaceen nicht endospermlos sind, läßt sich *Scabiosa prolifera* dennoch an die vorhergehenden Versuchspflanzen anreihen. Ihr Same ist fast vollständig vom großen Embryo ausgefüllt, der sich, wie die Versuche zeigten, auch losgelöst vom unansehnlichen Endosperme normal entwickeln kann. Durch den Umstand, daß der ruhende Embryo das Wurzelende gegen den Flugkelch der Frucht gerichtet hat und daher in freier Natur zumeist in inverser Stellung zu keimen genötigt ist, wird die Frucht von *Scabiosa* zum Gegenstück der mit Flugkelch versehenen Compositenfrüchte. Der folgende Versuch zeigt das Verhalten der Embryonen bei Keimung unter Ausschluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft.

Versuch 26.

Früchte von *Scabiosa* wurden zu leichterer Fixierung mit der Nadel auf Kork des weitabstehenden Flugkelches vorsichtig beraubt und von Vor- bis Nachmittag in Wasser gequollen. Hierauf wurden aus der Hälfte der Früchte die Embryonen herauspräpariert. Die gequollenen Früchte und die Keimlinge kamen in je 2 feuchte Zylinder, davon je einer auf den Klinostaten im Lichte, je einer auf den Klinostaten im Dunkeln. Beginn der Rotation 7 h nachm. am 9. II.

11. II. Die freipräparierten Keimlinge sind von gestern auf heute gewachsen und hakenförmig gekrümmt.

12. II. Die Krümmung verstärkt sich.

13. II. Aus den rotierenden Früchten lugen die Würzelchen heraus.
14. II. Die freipräparierten Keimlinge sind im oberen Hypokotylteile gekrümmt, die Hauptstreckungszone des Hypokotyls bleibt gerade. — Die Keimlinge mit Fruchtschalen haben gekrümmte Hypokotyle.
15. II. Außer der ersten scharfen Krümmung, die sich zusehends verstärkt und auf die Kotyledonarbasen übergeht, ist an dem sich streckenden Hypokotyle keine Krümmung bemerkbar.
16. II. Die Keimlinge kränkeln. Der Versuch wird abgebrochen.

Die erreichten Krümmungsmaxima betragen 90—180° (vgl. Fig. 12). Im Lichte und im Dunkeln kein wesentlicher Unterschied während des ganzen Versuches.

Der Versuch zeigt, wenn wir von der Ausbildung des Ringwulstes an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel zunächst absehen, daß bei *Scabiosa* in ähnlicher Weise wie bei *Cucumis* ohne Veranlassung durch äußere Faktoren sofort bei der Keimung ein konstantes, den eingangs erwähnten morphologischen Verhältnissen der ruhenden Frucht entsprechendes Krümmungsbestreben in Aktion tritt. Wie bei der Gurke werden wir auch für das Verhalten des keimenden Embryos von *Scabiosa* eine erblich fixierte plasmatische Struktur als Ursache anzunehmen haben, die sich im Zusammenhange mit den gestaltlichen Verhältnissen und in Abhängigkeit von diesen ausgebildet hat. Aus dem nun folgenden Versuche wird sich ergeben, daß im Gegensatze zu *Cucumis*, bei dem wir die sofortige Verschiebung der inneren Konstellation durch die Wirkung der Schwerkraft feststellen konnten, bei *Scabiosa* das fixierte autonome Krümmungsbestreben durch die Wirkung der Schwerkraft nicht vollständig unterdrückt werden kann.

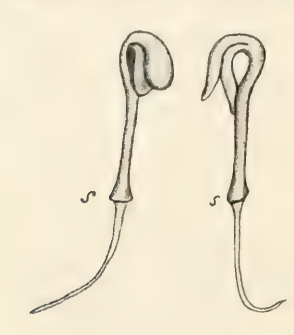


Fig. 12.
Auf dem Klinostaten im Tageslichte erwachsene Embryonen von *Scabiosa prolifera*, 6 Tage alt. *s* das ringförmig entwickelte geburtshelfende Organ.

Versuch 27.

Scabiosa-Früchte wurden wie für Versuch 26 vorbehandelt. Sie kamen am 10. II. mit Nadeln wurzelrecht auf Kork befestigt in feuchte vertikale Zylinder. Da die Keimung sehr ungleichzeitig erfolgte, sei der Einfachheit halber das Schicksal eines Keimlings als Beispiel wiedergegeben. Es verhielten sich die übrigen Individuen im Verlaufe ihrer Entwicklung ähnlich.

13. II. Das Würzelchen erscheint.
14. II. Hypokotyl 2 mm lang, Wurzel $1^1/_2$ cm; beide genau vertikal abwärts gerichtet.

15. II. Knapp unter den Kotyledonen hat sich das Hypokotyl sehr stark aufgekrümmt.
16. II. Hypokotyl wieder genau senkrecht nach abwärts gerichtet. Gegen Abend beginnt an der Basis des Hypokotyls die negativ geotropische Aufkrümmung sichtbar zu werden.
17. II. Die negativ geotropische Aufkrümmung schreitet apikalwärts vor.

Nach Schluß des Versuches wurden die Kotyledonen aus der Fruchtschale gezogen; es war die erste Krümmung (vom 15. II.) noch deutlich an den Stielen erkennbar; sie erfolgte regelmäßig senkrecht zur Kotyledonarfläche.

Wir sehen, daß der Keimstengel von *Scabiosa* zu Beginn des Wachstums positiv geotropisch ist. Nach Ablauf von etwas über 24 Stunden wird aber trotz der Schwerkraftswirkung das durch innere Bedingungen geschaffene Krümmungsbestreben offenbar. Die Hebung der Wurzel durch die autonome Krümmung des Hypokotyls beträgt bis zu 100°. Noch ist die Zone positiv geotropisch und die Einkrümmung des Hypokotyls wird durch den Schwerkrattsreiz in die vertikale Lage zurückgeführt. Wenn wir uns anthropomorph ausdrücken, so können wir sagen: Das Verhalten des Embryos bei der Keimung aus zwar wurzelrecht aber ungewohnt fixierter Frucht ist dem Verhalten eines Menschen vergleichbar, der nach Übersiedlung aus dem rechten Hausflügel in den linken beim Nachhausekommen regelmäßig rechts geht und erst durch bewußtwerdende Sinneseindrücke der veränderten Sachlage gerecht wird. Der folgende Versuch zeigt schließlich, daß selbst die optimale geotropische Reizlage das fixierte Krümmungsbestreben nicht völlig zu unterdrücken vermag.

Versuch 28.

Scabiosa-Früchte wurden wie für Versuch 26 vorbehandelt. Am 11. II. wurden sie in feuchtes Sägemehl wurzelrecht gepflanzt. Am 13. II. wurden Früchte mit 9 mm langem und solche mit 7 mm langem Würzelchen (der hervorragende Hypokotylteil hinzugerechnet) ausgewählt und wurzelrecht in Gefäße verpflanzt, die im Dunkeln sofort in horizontale Lage kamen.

14. II. Die längeren Keimlinge: Wurzeln positiv nach abwärts gekrümmt, Hypokotyle unverändert horizontal.
Die kürzeren Keimlinge: Hypokotyl und Wurzel positiv geotropisch gekrümmt.
15. II. Die längeren Keimlinge: An der Basis des Hypokotyls negativ geotropisch aufgekrümmt; am Gipfel um 90° gekrümmt unabhängig von der Schwerkraftsrichtung, stets senkrecht zur Ebene der Kotyledonen.
Die kürzeren Keimlinge: Hypokotyl in der Schwerkraftsrichtung *s*-förmig gekrümmt.
16. II. Die längeren Keimlinge: Unverändert.
Die kürzeren Keimlinge: Neben der primären positiv geotropischen Einkrümmung die autonome Krümmung senkrecht zur Kotyledonarebene, was zur Schiefstellung verschiedenen Grades führt.

Die Aufkrümmung der Keimlinge geht am Lichte nach Erreichung des Krümmungsmaximums in 3 bis 4 Tagen sowohl in vertikaler Stellung als auch auf dem Klinostaten vor sich. Im Dunkeln führt die Krümmung des Hypokotylgipfels in Einzelfällen bis zu schwacher Schleifenbildung. Die Geradstreckung erfolgt in 3 bis 4 Tagen, wobei an der Übergangsstelle der Kotyledonarstiele in die Spreiten eine schwache Knickung übrig bleibt.

Bei Versuch 28 wurde durch die Auswahl ungleichzeitig gekeimter Individuen der Zeitpunkt für den Verlust der positiv geotropischen Stimmung im Hypokotyl getroffen. Die positiv geotropische Stimmung hält im Keimstengel von *Scabiosa* sehr kurz an. Die längeren Keimlinge, die frühestens 48 Stunden nach Keimungsbeginn zum Versuche verwendet wurden, zeigten gar keinen positiven Geotropismus mehr; zu dieser Zeit machte sich aber das autonome Krümmungsbestreben in aller Stärke bemerkbar. Etwas vorher reagieren, wie der Versuch mit kürzeren Keimlingen zeigt, die Pflanzen im Gipfel des Keimstengels nach Horizontallegung zunächst exakt positiv geotropisch, gleich darauf tritt auch bei diesen, sichtlich mit dem Verschwinden der positiv geotropischen Stimmung, das autonome, von der Schwerkraft unabhängige Krümmungsbestreben zutage.

Die Gipfeleinkrümmung von *Scabiosa*-Keimpflanzen ist demnach eine der Ebene nach konstante, durch erblich fixierte innere Ursachen hervorgerufene Reaktion, die nur in ihrer Anlage während der kurz andauernden positiv geotropischen Stimmungsperiode des ganzen Hypokotyls und seiner oberen Teile beeinflußbar ist.

Das Licht übt weder auf die Einkrümmungsvorgänge noch auf die darauf folgende autotrope Aufrichtungsbewegung einen merklichen Einfluß aus.

Anschließend möchte ich bemerken, daß Orientierungsversuche mit Samen von *Borrago officinalis* L. und von *Linum usitatissimum* L. ähnliche Verhältnisse ergeben haben wie die Versuche mit *Helianthus*-Früchten; deswegen wurde von einer genaueren experimentellen Behandlung des Krümmungsvorganges bei den Hypokotylen der genannten Keimlinge abgesehen.

F. Zusammenfassung.

1. Die geraden Keimlinge endospermloser Samen verhalten sich, soweit die untersuchten Typen ein Urteil gestatten, rücksicht-

lich der Einkrümmung des Gipfels ihrer Keimstengel mit geringfügigen Unterschieden so wie die Keimlinge von *Helianthus annuus*. Die Unterschiede betreffen den Zeitpunkt des Einsetzens jener selbstregulatorischen Gegenbewegung, die zur Aufrichtung des Gipfels führt, und den Grad der autonomen Verstärkung der fast durchwegs in der Anlage positiv geotropischen Reaktion.

Von besonderem Interesse mußte das Verhalten des Keimstengels solcher Typen sein, deren Frucht- oder Samenbau in freier Natur eine mehr oder weniger konstante Ausgangslage für den keimenden Embryo schafft. Es wurde gefunden:

2. Compositen mit breitem Flugkelche bewahren ihre positiv geotropische Stimmung im Gipfel des Hypokotyls nach vollzogenem Stimmungswechsel des Organs nicht. Sie erscheinen demgemäß nur selten und dann in schwachem Grade eingekrümmt über dem Boden.

3. *Cucurbita*-Hypokotyle und Hypokotyle von *Cyclanthera explodens* reagieren trotz ihres eigentümlichen Keimungsmodus wie die Keimstengel von *Helianthus*.

4. Der Hypokotyl von *Cucumis sativus* führt unter Ausschluß sämtlicher wachstumsrichtender Faktoren konstant und vollkommen jene Bewegung aus, die er bei Keimung aus flach liegendem Samen auf Grund der hierdurch geschaffenen Bedingungen ausführen muß.

5. Die erblich fixierte innere Struktur ist im Embryo von *Cucumis* außerordentlich labil. Der Schwerkraftsreiz vermag sie zu Beginn der Keimung völlig zu verändern.

6. Der Keimstengel von *Scabiosa prolifera*, deren Embryonen bei Keimung in freier Natur das Würzelchen gewöhnlich zenithwärts gerichtet haben, führt sowohl bei Ausschluß aller wachstumsrichtender Faktoren als auch unter normaler Schwerkraftswirkung eine Krümmung bis zu 180° in konstanter, senkrecht zur Kotyledonarfläche orientierter Ebene aus. Diese kann unter dem Einflusse der Schwerkraft während der kurz andauernden positiv geotropischen Stimmungsperiode des Organs vorübergehend in anderer Ebene eingeleitet werden.

Bezüglich der Lichtwirkung verdient hervorgehoben zu werden:

7. Bei der Einkrümmung und den Aufrichtungsvorgängen ist ein merklicher Einfluß des Lichtes auf den Keimling von *Scabiosa prolifera* nicht vorhanden.

8. Der Gipfel des Keimstengels und die Kotyledonen von *Cyclanthera explodens* können sich nur unter der diffusen Einwirkung des Lichtes aufrichten. Der Vorgang ist bei der genannten Pflanze eine photonastische Bewegung.

III. Die Gipfelkrümmung des Hypokotyls von Keimpflanzen, die als Embryonen im endospermlosen Samen gekrümmt ruhen.

A. Versuche mit Cruciferen.

Zunächst wurde eine Reihe von Versuchen mit *Sinapis alba* L. ausgeführt. Die Samen kamen nach ein- bis zweistündiger Quellung möglichst oberflächlich gepflanzt in mit Erde gefüllte Gefäße. Zum Teil erfolgte die Pflanzung möglichst wurzelrecht, zum Teil ohne Rücksicht auf die Lage des Würzelchens und schließlich wurden in Gefäße, die gleich nach der Pflanzung in horizontale Lage gelangen sollten, die Samen so eingefügt, daß nach Versetzung in die genannte Lage ein Teil derselben die Breitseite, ein Teil die Schmalseite mit dem horizontalen Würzelchen nach unten, ein dritter Teil die Schmalseite mit dem horizontalen Würzelchen nach oben der Horizontalebene zukehren mußte. Von den Gefäßen mit wurzelrecht und ohne Wahl gepflanzten Samen gelangten 24 Stunden nach der Pflanzung je zwei auf den Klinostaten im Dunkeln, je zwei auf den Klinostaten im Lichte, die übrigen blieben im Dunkeln und im Lichte in vertikaler Stellung.

48 Stunden nach erfolgter Pflanzung begannen die Keimlinge über dem Boden zu erscheinen und zwar in den Gefäßen, wo die Samen wurzelrecht eingesetzt worden waren, viel weniger gekrümmt als in den Gefäßen mit regellos gepflanzten Samen. Im Lichte erfolgte die Aufrichtung des Gipfels gleichviel, ob die Pflanzen um die horizontale Achse des Klinostaten rotierten oder nicht, im Laufe von 12 bis 24 Stunden nach dem Erscheinen über dem Boden, im Dunkeln verzögerte sich der Vorgang um etwa 12 bis 24 Stunden, während welcher die Krümmung ausschließlich im Bereiche der Kotyledonarstiele lag.

Das Ergebnis in den horizontal gelegten Gefäßen 48 Stunden nach Pflanzung der Samen zeigt Figur 13. Der Hypokotyl ist, wie wir sehen, stets im Sinne des positiven Geotropismus und völlig unabhängig von der Primärkrümmung des ruhenden Embryos

eingekrümmt. An Keimling *a* und *c* wird ersichtlich, wie sich die primäre Einkrümmung ausgeglichen hat und sich der gekrümmte obere Teil des Hypokotyls streng in der vom positiven Geotropismus vorgezeichneten Ebene einstellt; bei Keimling *b* entspricht die positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls der Primärkrümmung des ruhenden Embryos. Die stärkere Einkrümmung der Keimlinge in den vertikalen Gefäßen mit wahllos gepflanzten Samen und deren verschiedene Krümmungsebene ist nach dem Ergebnisse dieses Versuches verständlich.

Während bei den ersten Versuchen die Gefäße erst 24 Stunden nach der Samenpflanzung auf den Klinostaten gelangten, wiederholte ich den Versuch in der Folge derart, daß schon die Keimung der Samen unter Ausschluß einseitig wirkender Schwerkraft erfolgen mußte. Das Resultat erinnerte an Versuch 2 mit *Helianthus* (S. 520). Die Keimlinge erschienen nur ganz vereinzelt und dann mit gekrümmtem Gipfel über dem Boden; zumeist waren sie in verschiedener Richtung in die Erde hineingewachsen. Sehr viele Samen hatten sich wohl stark verdickt, aber kein Organ hatte aus der Schale herausgefunden. Schließlich gab es Keimlinge, die völlig von der Schale befreit waren, deren Hypokotyl aber das ganze Wachstum nur zu einer starken Einkrümmung verwendet hatte. Nach alledem ist der Hypokotyl von *Sinapis* zu Beginn der Keimung kurvipetal. Später zu besprechende Versuche werden noch deutlicher ergeben, welche Bedeutung dem Schwerkraftsreize nicht nur für ein orthotropes erstes Wachstum, sondern auch für die Befreiung des wachsenden Hypokotyls und seines Würzelchens von der Samenschale zukommt.

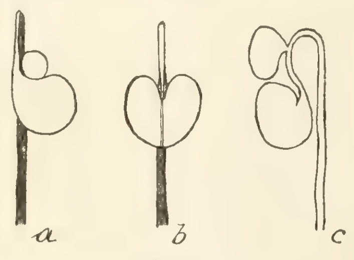


Fig. 13.
Aus horizontal gepflanzten Samen erwachsene Keimlinge von *Sinapis alba*. *a* die Symmetrieebene des Samens war mit der Horizontalen parallel; *b* und *c* die Symmetrieebene war normal u. zw. lag bei *b* die Wurzelseite des Samens nach oben, bei *c* nach unten. *a* u. *b* Ansicht von vorn, *c* von der Seite.

Aus den vorhin kurz geschilderten Versuchen ist zu entnehmen, daß der Hypokotyl von *Sinapis* zu Beginn des Wachstums positiv geotropisch ist und des weiteren, daß die positiv geotropische Krümmung auch nach dem Einsetzen des aufwärts gerichteten Wachstums allerdings nur für kurze Zeit erhalten bleibt. In feuchtem Raume mit Samen, die mittels Nadeln auf Kork befestigt

wurden, durchgeführte Versuche ergaben, daß das positiv geotropische Wachstum im Hypokotyle von *Sinapis* längstens 7 Stunden währt; eine Beeinflussung der apikalen Zone des Keimstengels im Sinne des positiven Geotropismus konnte nach Ablauf dieser Zeit bei veränderter Angriffsrichtung des Reizes nicht mehr konstatiert werden. Die Umstimmung erfolgt demnach von der Basis des Organs ausgehend so rasch, daß das gleichzeitige Einsetzen einer positiv und negativ geotropischen Reaktion am Keimstengel nicht zur Beobachtung gelangen kann. Die zu Beginn der Keimung erzielte positiv geotropische Krümmung erhält sich durch einige Zeit und wird, wie die Versuche mit Keimlingen in vertikaler Stellung und mit rotierenden Pflanzen zeigen, bald durch selbstregulatorische Vorgänge, die im Lichte gefördert erscheinen, ausgeglichen.

Die Ergebnisse meiner Versuche entsprachen den allgemeinen Erfahrungen mit Keimlingen von *Sinapis* nicht. Vor allem ist bekannt, daß Keimpflanzen des Senfs, die zu verschiedenen Versuchen Verwendung finden, meist im Gipfel sehr bedeutende Einkrümmungen zeigen. Nicht selten ist der Gipfel von Dunkelkeimlingen spiralig eingedreht, ein Zustand, der sich viel länger hält, als es bei meinen Versuchspflanzen der Fall war. Zunächst dachte ich, den stärkeren Grad der Einkrümmung dadurch zu erhalten, daß ich die Samen tiefer und fester in das Erdreich pflanzte. Die betreffenden Versuche ergaben, daß wie bei *Helianthus* die mechanische Hemmung durch das Substrat die Gipfeleinkrümmung des aufwärts strebenden Gipfels wohl zu vergrößern imstande ist, nicht jedoch in dem Maße, daß sie dem bekannten Bilde entspräche. Aufklärung brachten erst Versuche mit verschiedenem Substrate. Keimlinge, die auf feuchtem Filtrierpapier in feuchtem Raume erwuchsen oder in Sägemehl wurzelten, zeigten die Spiraleindrehungen des Gipfels in gewohnter Weise, gleichviel, ob sie sich in normaler Stellung oder auf dem Klinostaten, im Tageslichte oder im Dunkeln befanden. Es wurde noch untersucht, ob sich die starken Einkrümmungen nicht auch bei normaler Bewurzelung in Erde einstellen, wenn die Keimpflanzen in absolut feuchter Atmosphäre wachsen. Mit negativem Resultat. Es ist somit die vielfach beobachtete starke Einkrümmung des Hypokotylgipfels eine von Schwerkraft und Licht und direkt vom Feuchtigkeitsgehalte der Luft unabhängige Erscheinung, die, wie sich schon aus entsprechenden Versuchen mit *Helianthus* (Versuch 11, Seite 537)

ergeben hat, durch ungenügende Wasserversorgung der Wurzel hervorgerufen wird. Dies resultiert auch aus Versuchen mit Aussaaten verschiedener Dichte. Werden *Sinapis*-Samen dicht in Erde gesät, so ist die Zahl der Keimlinge mit stark eingekrümmtem Gipfel eine umso größere, je dichter die Pflanzung erfolgte. Die Wurzeln verfilzen sich in diesem Falle mit ihren Wurzelhaaren dermaßen, daß nur ein kleiner Teil der Behaarung in normaler Weise mit den wasserumschlossenen und -durchtränkten Erdpartikeln in Berührung kommt.

Der folgende Versuch möge noch zeigen, welche Bedeutung dem Schwerkraftsreize für die normale Keimung der Samen von *Sinapis* zukommt.

Versuch 29.

Am 5. XII. wurden durch 3 Stunden gequollene Samen in feuchten Zylindern auf Kork mit Nadeln befestigt. Ein Zylinder kam um 9 h nachm. auf den Klinostaten im Lichte, ein Zylinder auf den Dunkelklinostaten. Gleichzeitig je ein Zylinder in normaler Stellung im Lichte und im Dunkeln.

	Rotierend		Vertikal	
	Licht (10 Samen)	Dunkel (10 Samen)	Licht (12 Samen)	Dunkel (11 Samen)
6. XII.	3 keimen; es sind dies die gestern bei der Vorbereitung des Versuches zuerst angesteckt., deren Würzelchen in der Testa sich schon deutlich vergröß. zeigte.	Kein Same keimt.	4 keimen	3 keimen
7. XII.	6 Samen gekeimt (im ganzen). Bedeutende Hypokotylkrümm. zumeist in einer Ebene senkrecht zur Kotyledonarfläche.	3 Samen haben gekeimt; Krümmungen des Hypokotyls wie im Lichte.	10 Keimlinge	9 Keimlinge
8. XII.	Keine neue Keimung. Primärkrümmung im Hypokotylgipfel vergrößert, in der Hauptstreckungszone schwache Krümmungen (Fig. 14 *A* u. *B*) [1].	Im ganzen 4 Keimungen. Hypokotylkrümmungen stärker als im Lichte (Fig. 14 *C* u. *D*) [1].	11 Keimlinge	9 Keimlinge
9. XII.	Keine neue Keimung. 2 Samen klaffend; Zustand des Hypokotyls und Würzelchens Fig. 14 *E*.	Keine neue Keimung. 4 Samen klaffend.	Kein Zuwachs	

1) Die starken Einkrümmungen im späteren Verlaufe der Entwicklung sind größtenteils auf die zunehmende Verschlechterung der Wasserversorgung zurückzuführen.

Aus dem Versuche geht hervor, daß in sehr vielen Fällen zur prompten und normalen Befreiung des Würzelchens und des hierbei besonders beteiligten Hypokotyls das durch die Schwerkraft gerichtete Wachstum unbedingt notwendig ist. Das mechanische Hindernis, das dem mit der Streckung einsetzenden Keimsprosse in der Samenschale entgegentritt, kann nur dann sicher überwunden werden, wenn von allem Anfang an jede Abweichung durch den Schwerkraftsreiz korrigiert und hiermit die Stoßkraft der wachsenden Teile voll und ganz gegen die Schalenwand gerichtet wird. Wie bei *Helianthus* ist der Keimstengel von *Sinapis* zu Beginn der Keimung kurvipetal; während jener aber auch ohne den richtenden Einfluß der Schwerkraft in dem konischen basalen Fruchtraume passiv zur Kegelspitze geführt wird und hierauf das Würzelchen stets in gewohnter Weise hervorschieben kann, gelingt das gleiche diesem den veränderten gestaltlichen Verhältnissen entsprechend nur selten. Ich habe den geschilderten Versuch noch öfters wiederholt und einmal derart variiert, daß ich bei jedem gequollenen Samen vor Beginn der Rotation an der Wurzelseite der Samenschale vorsichtig, ohne den Embryo zu verletzen, einen Keilschnitt anbrachte. Aus derart behandelten Samen brach der Hypokotyl mit dem Würzelchen bei Rotation auf dem Klinostaten zwar in gekrümmtem Zustande, doch immerhin ohne bedeutende Verzögerung aus der Schale hervor. Anläßlich der Vorbehandlung dieser Samen konnte ich beobachten, daß das Würzelchen des ruhenden Embryo bei Beginn der Keimung nicht immer gleiche Verhältnisse antrifft. Manchmal liegt die Wurzelspitze im ruhenden Samen unter den Rändern der zurückgeschlagenen Kotyledonarhälften, manchmal ist sie frei. Daß bei jenen die mechanische Hemmung zu Beginn der Keimung eine stärkere sein muß als bei diesen, ist klar. Schließlich sei im Vergleiche mit dem Verhalten der unter Ausschluß gleichsinnig wirkender Schwerkraft keimenden Samen von *Sinapis* noch auf die bekannten Ergebnisse der entsprechenden Versuche mit *Cucumis*-Samen und *Scabiosa*-Früchten hingewiesen.

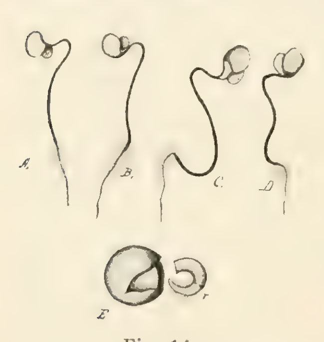


Fig. 14.
3—4 Tage alte auf dem Klinostaten erwachsene Keimlinge von *Sinapis alba*, *A* u. *B* im Tageslichte, *C* und *D* im Dunkeln. *E* Embryo, dessen Hypokotyl und Würzelchen (herauspräpar. bei *r*) nicht aus der Samenschale herausfinden konnten.

Zur sicheren Erzielung der Befreiung von Frucht- und Samenhüllen bei der Mehrzahl jener die Notwendigkeit des geotropischen Reizes gleich beim Einsetzen der Wachstumsvorgänge, bei diesen die völlige Unabhängigkeit von der gleichzeitig wirkenden Schwerkraft infolge erblich fixierter konstanter, im Effekte allerdings in gewissem Grade beeinflußbarer, innerer Wachstumsursachen.

Ganz dieselben Versuche wurden mit Samen und Keimlingen von *Lepidium sativum* L. und *Barbarea vulgaris* R. Br. ausgeführt. Jenes gehört bekanntlich zu den *Notorrhizae*, diese zu den *Pleurorhizae*. Es ergab sich die Frage, ob die relative Lage des Würzelchens zu den Kotyledonen im ruhenden Samen für den Ausfall der Gipfeleinkrümmung irgendwie von Belang sei. Um nicht Gleiches und Ähnliches allzuoft zu wiederholen, sei gleich gesagt, daß die Versuche sowohl rücksichtlich des Verhaltens des Keimstengels bei der Keimung als auch im späteren Verlaufe der Entwicklung im großen und ganzen so ausfielen wie bei *Sinapis*. Die Abhängigkeit der Gipfeleinkrümmung von der primären positiv geotropischen Reaktion des Hypokotyls zeigt für *Barbarea* Fig. 15, *D*, *E* u. *F*. Diese Bilder mit Fig. 15 *C* verglichen zeigen ganz deutlich, wie die primäre positiv geotropische Krümmung des Hypokotyls unter gleichzeitiger Rückführung der Einkrümmung des ruhenden Embryos allmählich vollständig den apikalen Teil des Keimstengels erfaßt und auch nach erfolgter Umstimmung des Organs einige Zeit hindurch beibehalten wird. Während aber bei *Sinapis* dieser Zustand nur kurz währt und die selbstregulatorischen Gegenvorgänge sehr bald mit sichtlichem Erfolge einsetzen, behalten die Gipfel der Hypokotyle von *Lepidium* und noch mehr von *Barbarea* die Einkrümmung viel länger bei. Und erst in dieser Zeit wird die ursprüngliche relative Lage der Kotyledonen im ruhenden Samen neuerdings offenbar. Beim Übergange der apikalen Hypokotyl-

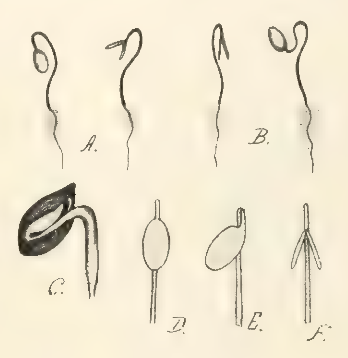


Fig. 15.
Keimlinge von *Barbarea vulgaris*. *A* 3 Tage alte, auf dem Klinostaten im Tageslichte, *B* im Dunkeln erwachsene Keimlinge. *C* Keimung aus schräg fixiertem Samen. *D*, *E*, *F* aus horizontal gepflanzten Samen erwachsene Keimlinge u. zwar *D* u. *E* die Kotyledonarfläche parallel mit der Horizontalen, *F* normal darauf; Ansicht bei allen dreien von vorn.

krümmung auf die mittlerweile sich streckenden Kotyledonarstiele, ein Vorgang, der unabhängig von der Schwerkraft in normaler Stellung und bei Rotation auf dem Klinostaten vor sich geht, stellt sich die Krümmung aus jeder Anfangslage in eine konstante, durch die jeweilige Lage des Embryos im ruhenden Samen gegebene Ebene ein: bei *Lepidium* senkrecht zur Kotyledonarfläche, bei *Barbarea* in die Ebene der Keimblätter.

Die Aufrichtung wurde bei *Lepidium* unter den gegebenen Bedingungen im Lichte 24 Stunden, im Dunkeln frühestens 60 Stunden nach erfolgter geotropischer Umstimmung im Keimstengel erzielt. *Barbarea*-Keimlinge brauchten hierzu im Lichte nach einigen Schwankungen der Keimblattstielchen durchschnittlich 3 Tage; im Dunkeln, wo der Krümmungszustand der Stiele noch viel stärker schwankt, wird die Vertikalstellung der Kotyledonen überhaupt nur sehr selten vollkommen erreicht.

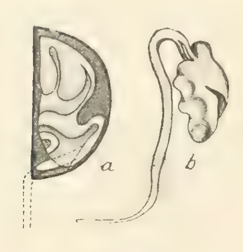


Fig. 16.

Ipomoea purpurea. a die Stellung des Embryos im ruhenden Samen, Ansicht auf die Symmetrieebene. *b* 3 Tage alter, auf dem Klinostaten im Tageslichte erwachsener Keimling.

Über die Krümmungen bei Ausschluß einseitiger Schwerewirkung erwachsener Embryonen von *Barbarea* orientiert Fig. 15 *A* (Licht) und *B* (Dunkel); zur Befreiung des Hypokotyls mit seinem Würzelchen von der Samenschale ist der Schwerkraftsreiz nicht nötig. Zu Beginn des Wachstums ist der Keimstengel unbestimmt kurvipetal; die starken sekundären Krümmungen dürften wie bei *Sinapis* auf die zunehmend mangelhafte Wasserversorgung der in den feuchten Zylindern wachsenden Pflanzen zurückzuführen sein.

Lepidium-Samen brachte ich trotz mehrfacher Bemühungen in feuchtem Raume nicht in entsprechender Weise zur Keimung. Die stark quellende äußere Schleimschichte der Samen ist ein außerordentlich günstiger Nährboden für Bakterien, deren Tätigkeit auch den Embryo nicht unbeeinflußt läßt.

B. Versuche mit *Ipomoea purpurea* Lam.

Das Verhalten der Keimpflanzen bei Keimung auf dem Klinostaten zeigt der folgende Versuch.

Versuch 30.

Durch 4 Stunden gequollene Samen am 13. II. mittags in 2 feuchten Zylindern mit Nadeln auf Kork befestigt; gleich darauf kamen die Gefäße auf die beiden Klinostaten.

	Licht (6 Samen)	Dunkel (5 Samen)
14. II.	3 Samen keimen; Hypokotyl und Wurzel vollkommen gerade.	4 Samen keimen; Hypokotyl und Wurzel vollkommen gerade.
15. II.	2 neue Keimungen. 2 Keimlinge mit stark gekrümmtem Hypokotylgipfel, 2 mit schwächerer Krümmung. Die Krümmung durchwegs senkrecht zur Fläche der Keimblätter.	2 Keimlinge stark, 2 K. schwächer im Hypokotylgipfel eingekrümmt. Die Krümmungsebene wie im Lichte.
16. II.	Die Krümmung im oberen Teile des Keimstengels bleibt stationär; der Hypokotyl im übrigen stark gestreckt (Fig. 16 *b*).	Wie im Lichte.

Wir entnehmen dem Versuche, daß der Hypokotyl von *Ipomoea* zu Beginn der Keimung vollkommen rektipetal ist; nach Ablauf von beiläufig 24 Stunden setzt im Lichte und im Dunkeln eine scharfe Krümmung im oberen Teile des Keimstengels ein und zwar konstant in einer Ebene senkrecht auf die Kotyledonarfläche. Die übrigen Teile des sich streckenden Keimstengels bleiben zumeist gerade, später tritt in Zonen unterhalb der Primärkrümmung die bekannte Gegenkrümmung in gleicher Ebene auf.

Es war nun zu untersuchen, ob die nach Ablauf einer gewissen Zeit im oberen Hypokotylteile auftretende autonome Einkrümmung auch dann eintritt, wenn die erste Streckung unter konstantem Einflusse der Schwerkraft erfolgt und ob sie von der Schwerkraft in ihrer Ebene beeinflußbar ist. Vorher konnte durch Versuche im feuchten Raume festgestellt werden, daß der Hypokotyl in den ersten Stadien der Streckung exakt positiv geotropisch reagiert und daß seine Umstimmung in den basalen Zonen nach Ablauf von beiläufig 24 Stunden, also zu jenem Zeitpunkte eintritt, da sich auf dem Klinostaten die konstante Einkrümmung im Hypokotylgipfel bemerkbar gemacht hatte. Zur Beantwortung der ersten von den oben aufgeworfenen Fragen diente sodann der folgende Versuch.

Versuch 31.

Kurze Zeit gequollene *Ipomoea*-Samen verblieben durch 48 Stunden möglichst wurzelrecht in feuchtem Sägemehl. Am 20. II. wurden Keimlinge mit möglichst geradem Hypokotyl und Würzelchen (Gesamtlänge 1 cm) vertikal in Erde gepflanzt und zwar so, daß die Testa frei in die Luft ragte. Am Abend gelangten die Gefäße auf den Klino-

staten. Der Winkel zwischen der Vertikalen und der Längsachse der Testa betrug zu dieser Zeit im Maximum 30°. Diese Abweichung ist eine positiv geotropische Reaktion des Keimstengels zu Beginn der Keimung, die sich mit Rücksicht auf die Gestalt des Samens und des ruhenden Embryos (Fig. 16 *a*) kaum vermeiden läßt.

21. II. Keine Veränderung.

22. II. Bei 4 Keimlingen Gipfelkrümmung des Hypokotyls 80—90°, bei 3 K. 120°, bei 1 K. 180°. Krümmungen durchweg senkrecht zur Ebene der Kotyledonen. Die sich entfaltenden Keimblätter sprengen die Testa.

Die bei Keimung auf dem Klinostaten eintretende Einkrümmung der oberen Teile des Keimstengels erfolgt somit auch, nachdem die erste Entwicklung unter dem Einflusse der Schwerkraft stattgefunden hat, in konstanter Ebene und, wie aus den Versuchen im feuchten Raume bei konstant gleichsinniger Schwerkraftswirkung hervorgeht, nach vollzogener geotropischer Umstimmung in den basalen Teilen des Keimstengels.

Versuche mit horizontal gelegten Gefäßen, in welche zuvor die Samen wurzelrecht, doch in verschiedener Lage gepflanzt worden waren, ergaben, daß die primäre positiv geotropische Krümmung auf das nach erfolgter Umstimmung der basalen Teile einsetzende autonome Krümmungsbestreben des Hypokotylgipfels von Einfluß ist. Die aus diesen Gefäßen emporwachsenden Keimlinge hatten ihren Gipfel zunächst durchwegs im Sinne des positiven Geotropismus gekrümmt. Bemerkenswert war aber der Grad der Einkrümmung: aus Samen, deren Symmetrieebene in der Ausgangslage senkrecht zur Horizontalen orientiert war, erwachsene Keimlinge zeigten eine weit stärkere Einkrümmung als solche, die zu Beginn in anderer relativer Lage zur Horizontalen zu liegen gekommen waren. Bei diesen folgte sehr bald die Schiefstellung und die schließliche Einlenkung in die konstante Ebene der autonomen Krümmung. Wir sehen daraus, daß die Beeinflussung der Gipfeleinkrümmung bei *Ipomoea* durch den positiven Geotropismus des Keimstengels während seiner ersten Streckungsperiode keine sehr weitgehende ist. Eine weitere Frage ist nun die, ob die nachgewiesene Beeinflussung dadurch zustande kommt, daß der Gipfel zur Zeit der geotropischen Umstimmung in den basalen Teilen wie bei *Helianthus* und vielen anderen Keimlingen noch positiv geotropisch zu reagieren vermag oder ob es sich hierbei wie bei den Cruciferen nur um ein temporäres Verharren in einem Krümmungszustande handelt, der in den betreffenden Regionen in der ersten Periode lebhaften Hypokotylwachstums geschaffen worden war. Zur Klarstellung des Sach-

verhaltes wurden Keimpflanzen, die so weit in feuchtem Sägemehl herangezogen wurden wie für Versuch 31, und etwas ältere nach Verpflanzung in Erde horizontal gelegt, selbstverständlich nur so, daß die Ebene der Schwerkraftsrichtung nicht mit der Ebene der autonomen Krümmung zusammenfiel: eine positiv geotropische Reaktion erfolgte in den apikalen Teilen des Keimstengels nicht mehr. Einige wenige reagierten in der Basis noch schwach positiv geotropisch — sie befanden sich im Zustande des verzögerten Wachstums nach Ablauf der ersten Streckungsperiode — die Mehrzahl reagierte in der Basis negativ geotropisch und vollzog im Gipfel die Einkrümmung in konstanter, von der Schwerkraftsrichtung unabhängiger Ebene. Auch Versuche, die mit möglichst wurzelrecht befestigten Samen in feuchtem Raume am Lichte und im Dunkeln ausgeführt wurden, bestätigten dies Resultat. Nach beiläufig 24-stündigem, exakt positiv geotropischem Wachstum wurden die Hypokotyle mit ihren Wurzeln vollkommen gleichmäßig durch eine im obersten Teile des Keimstengels ziemlich plötzlich einsetzende Krümmung um mehr als 90° gehoben. Es ist dies ein ähnliches Ergebnis, wie es bei analog behandelten Keimlingen von *Scabiosa* erzielt wurde. Während sich aber bei dieser der positive Geotropismus der Krümmungszone nach der autonomen Einstellung in die optimale Reizlage sofort bemerkbar machte, blieb auch der kleinste sichtbare Effekt eines entgegengesetzt wirkenden Krümmungsbestrebens bei den Keimpflanzen von *Ipomoea* aus. Nach alledem ist die Gipfeleinkrümmung des Keimstengels von *Ipomoea* eine vom Lichte unabhängige und von der Schwerkraft nur indirekt und insofern abhängige autonome Bewegung, als sich zur Zeit und in der Zone ihres Eintrittes das Organ noch in jenem Krümmungszustande befindet, der durch die positiv geotropische Bewegung in der ersten Streckungsperiode geschaffen wurde.

Zur Aufrichtung des gekrümmten Gipfels, die sich im Dunkeln unter sonst normalen Verhältnissen um beiläufig 24 Stunden verzögert, genügt der Autotropismus; im Tageslichte kann die Vertikalstellung des Hypokotyls und der Kotyledonarstiele bei vorhandener Möglichkeit freier Bewegung schon 12 bis 24 Stunden nach dem Eintritte der Gipfelkrümmung erreicht werden.

C. Zusammenfassung.

1. Die Gipfeleinkrümmung der Keimstengel bei den untersuchten Cruciferen, die unter normalen Verhältnissen und bei

Ausschluß mechanischer Hemmungen einen sehr mäßigen Grad erreicht, resultiert aus dem Verharren der apikalen Hypokotylteile in jenem Krümmungszustande, den das Organ in der kurzen Zeit positiv geotropischen Wachstums unabhängig von der sich selbstregulatorisch ausgleichenden Primärkrümmung des ruhenden Embryos erlangt hat. Eine positiv geotropische Reaktion der apikalen Teile bei Veränderung der Angriffsrichtung des Schwerkraftsreizes nach erfolgter Umstimmung in den basalen Teilen des Organs tritt nicht mehr ein. Die Krümmung geht vom Hypokotylgipfel auf die sich streckenden Kotyledonarstiele über, wobei sie sich aus jeder Anfangslage konstant in eine Ebene einstellt, die den Krümmungsverhältnissen des Embryos im ruhenden Samen entspricht: bei der Orthoplozee *Sinapis* und der Notorrhize *Lepidium* senkrecht zur Kotyledonarfläche, bei der Pleurorhize *Barbarea* in die Ebene der Keimblätter.

2. Die autotropen Vorgänge, die zur Aufrichtung des Gipfels und der Keimblätter führen, werden durch das Licht beschleunigt und führen bei *Sinapis* und *Lepidium* auch im Dunkeln bald zum Ziele. *Barbarea*, deren Keimblattstiele in konstanter Ebene deutliche Schwankungen zeigen, erreicht die Vertikalstellung der Kotyledonarstielchen im Dunkeln äußerst selten.

3. Die bekannten starken Einkrümmungen der Keimstengel von *Sinapis* und *Lepidium* sind bei normaler Bewurzelung und entsprechender Wasserversorgung ausgeschlossen. Sie treten unter sonst normalen Bedingungen auch ohne Mitwirkung des gleichsinnigen Schwerereizes und im Lichte ein, wenn die Keimpflanzen auf feuchtem Filtrierpapier oder in Sägemehl wurzeln oder zu dicht in Erde gepflanzt wurden.

4. Zu Beginn der Streckung ist der Hypokotyl der untersuchten Cruciferen kurvipetal. Embryonen von *Sinapis* bedürfen zum sicheren und prompten Durchbruche des Stengels und Würzelchens aus der Samenschale des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerereizes.

5. Die Gipfeleinkrümmung des Keimstengels von *Ipomoea purpurea* ist im Gegensatze zu den Verhältnissen bei den Cruciferen eine in konstanter Ebene (Symmetrieebene des Samens) auftretende autonome Bewegung, die erst nach erfolgter geotropischer Umstimmung des Keimstengels in dem obersten Hypokotylteile mit ziemlicher Plötzlichkeit einsetzt und nur indirekt und insofern von der Schwerkraft abhängig ist, als sich zur Zeit und in der Zone ihres Eintretens das Organ noch in jenem Krümmungszustande

befindet, der durch die positiv geotropische Bewegung in der ersten Streckungsperiode geschaffen wurde. Auf die geschilderte Einkrümmung hat das Licht keinen Einfluß.

Die selbstregulatorischen Vorgänge, die verhältnismäßig bald zur Aufrichtung des Gipfels führen, werden indes durch das Licht beschleunigt.

IV. Die Krümmungsvorgänge bei Keimpflanzen aus Samen mit Nährgewebe (Peri- oder Endosperm).

A. Versuche mit *Atriplex hortense* L.

(Ausgeführt ausschließlich mit den blaß-gelbbraunen, häutigen Früchten mit senkrechtem Samen.)

Der Embryo von *Atriplex* umgibt als fast vollständig geschlossener Kreis das zentrale Perisperm. Es mußte von Interesse sein, zu erfahren, welche Richtung der keimende Stengel bei Ausschluß des richtenden Schwerkraftseinflusses aus seiner stark gekrümmten Ausgangslage einschlägt. Mit Rücksicht auf das Vorhandensein eines Nährgewebes wurde von einer Befreiung des Embryos aus dem ruhenden Samen abgesehen. Die flachen Früchte kamen nach kurzer Quellung, zum Teil seitlich mittels Hollundermarkklemmen, zum Teil zentral mittels feiner Nadeln befestigt, in feuchte Zylinder und diese gleich darauf auf die zwei Klinostaten. Ich möchte gleich vorwegnehmen, daß die im folgenden geschilderten Wachstumserscheinungen im Lichte und im Dunkeln in gleicher Weise zu beobachten waren.

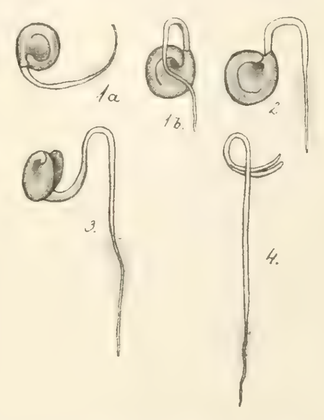


Fig. 17.
Auf dem Klinostaten im Dunkeln erwachsene Keimlinge von *Atriplex hortense*; aufeinander folgende Stadien innerhalb 48 Std. 4 hat sich mit der Wurzel an der feucht. Watte befestigt.

Schon nach Ablauf von 24 Stunden hatte bei einigen Früchten der Hypokotyl das Würzelchen aus der Samen- und Fruchtschale geschoben und behielt zunächst die durch die Primärkrümmung im ruhenden Samen gegebene Wachstumsrichtung bei (Fig. 17, 1 *a*). Manchmal rückte die Krümmung aus der primären Krümmungs-

ebene heraus (Fig. 17, 1 *b*). Nach Ablauf von 7 bis 8 Stunden war das in Fig. 17, 2 dargestellte Stadium erreicht. Wir bemerken eine in gleicher Ebene ausgeführte scharfe Gegenkrümmung, die, wie das darauf folgende Stadium (Fig. 17, 3) zeigt, in den oberen Teilen des Hypokotyls beibehalten wird und schließlich nach Ablauf von 48 Stunden seit Keimungsbeginn auch die nun ganz von der Schale befreiten Kotyledonen ergriffen hat (Fig. 17, 4); die übrigen Teile des Keimstengels sind von jetzt ab vollkommen rektipetal. Es bleibe nicht unerwähnt, daß die in Fig. 17, 3 u. 4 gezeichneten Stadien nur dann in der dargestellten Weise zu beobachten sind, wenn das Würzelchen am feuchten Substrate festen Fuß gefaßt hat.

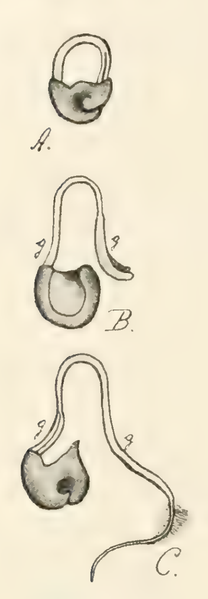


Fig. 18.
Auf dem Klinostaten im Dunkeln erwachsene Keimlinge von *Atriplex hortense*. Zweiter Keimungsmodus. *A* erstes Stadium, *B* u. *C* Auftreten v. Gegenkrümm. (*g*) bei Befreiung eines Endes; bei *B* haben sich die Kotyledonen, bei *C* hat sich die Wurzel zuerst befreit.

Ein großer Teil der Früchte zeigt indes ein ganz anderes Verhalten. Während der soeben geschilderten Wachstumsvorgänge schienen sie völlig untätig. Nach einiger Zeit aber war das in Fig. 18 *A* dargestellte Stadium erreicht. Wir sehen, daß der Hypokotyl zu Beginn seiner Streckung am Wurzelende der Samen- und Fruchthülle Widerstand gefunden, daraufhin die Hüllen an der gegenüberliegenden Seite zum Platzen gebracht hat und sich nunmehr an beiden Enden fixiert, bogig vorwölbt. Unter mechanischer Hemmung wird dann das Wachstum solange fortgesetzt, bis sich schließlich ein Ende vom fixen Stützpunkte befreit, entweder das Kotyledonarende wie in Fig. 18 *B* oder das Wurzelende wie in Fig. 18 *C*. Und nun setzen, wie die Figuren deutlich zeigen, jedesmal zwei Gegenkrümmungen (*g*) in gleicher Ebene ein. Gelingt es dem Würzelchen am feuchten Substrate Rückhalt zu finden, so wird

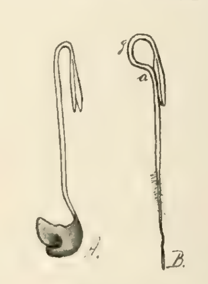


Fig. 19.
Aus hochkant fixierten Früchten in feucht. dunkl. Raume erwachsene, 2 Tage alte Keiml. von *Atriplex hortense*: *A* Wurzelseite des Samens nach unten, *B* nach oben; *a* primäre, positiv geotrop. Krümm., *g* Gegenkrümmung.

schließlich auch nach dieser Keimungsart das in Fig. 17, 4 dargestellte Stadium erreicht.

Bei den mitten im Perisperme mittels Nadel befestigten Früchten war der zweite Keimungsmodus die Regel, der erste Ausnahme, bei den seitlich am Kotyledonarbogen in einem keilförmigen Einschnitte eines Hollundermarkstückchens befestigten Früchten verhielt es sich umgekehrt. Der durch das Hollundermark gebotene Rückhalt verhalf eben dem Hypokotyl zum Durchbruche an dem allem Anscheine nach besonders festen Wurzelende der Frucht- und Samenhülle. Nach den Erfahrungen bei *Sinapis* konnte nun daran gedacht werden, daß es dem Hypokotyle unter dem richtenden Einflusse der Schwerkraft gelingen könnte, regelmäßig das Würzelchen aus den Hüllen herauszuschieben. Überdies mußte die Frage beantwortet werden, in welchem Maße die geotropische Reaktion das auf dem Klinostaten zutage tretende und sichtlich mit der primären Einkrümmung des ruhenden Embryos zusammenhängende Krümmungsbestreben des wachsenden Keimlings zu beeinflussen vermag. Hierzu diente der folgende, mehrmals im Lichte und im Dunkeln ausgeführte Versuch.

Versuch 32.

Gequollene Früchte von *Atriplex* wurden am 13. I. in feuchten Kammern mit Nadeln, die das Perisperm zentral durchstachen, auf Kork befestigt. Durch diese Befestigung sollte jede außerhalb des Objektes liegende Hemmung ausgeschaltet werden. Eine Gruppe von 6 Früchten wurde flach horizontal, eine Gruppe von 12 Früchten hochkant, das horizontal gedachte Würzelchen oben, eine dritte Gruppe von 12 Früchten hochkant, das horizontal gedachte Würzelchen unten, befestigt.

	A.	B.	C.
		Hochkant gestellte Früchte (je 12)	
	Flach liegende Früchte (6)	Das horizont. Würzelchen oben	Das horizontale Würzelchen unten
14. I.	2 Samen keimen normal; der Hypokotyl ist bei dem einen K. positiv geotropisch nach abwärts gerichtet, bei dem zweiten setzt er die Primärkrümmung d. ruhenden Samens fort.	6 Samen keimen, alle normal; der Hypokotyl wächst vertikal nach abwärts.	2 Samen keimen normal; der Hypokotyl schließt mit der Vertikalen einen Winkel von beiläufig 45° ein.

Fortsetzung der Tabelle.

	A.	B.	C.
		Hochkant gestellte Früchte (je 12)	
	Flach liegende Früchte (6)	Das horizont. Würzelchen oben	Das horizontale Würzelchen unten
15. I.	Der Keimling, dessen Hypokotyl gestern positiv geotropisch nach abwärts gerichtet war, hat sich mit seiner Wurzel am feuchten Filtrierpapier festgemacht; der Hypokotyl wächst nach aufwärts und zieht die Kotyled. aus der Testa. Der zweite K. hat schon durch seine gestrige Kr. am Substrate einen festen Widerhalt gefunden und ist heute in gleicher Lage wie der erste K.	Hat das Würzelchen einen festen Halt gefunden, so bieten die Keiml. dasselbe Bild wie die 2 ersten Keiml. aus flach liegend. Samen (Figur 19 *B*). Im entgegengesetzt. Falle krümmt sich der Hypok. an der Basis negativ geotrop. nach aufwärts.	1 Keimling hat mit dem Würzelchen festen Halt gefunden und zeigt das in den beiden link. Kolonnen beschriebene Stadium. Der Hypokot. des zweiten K. ist negativ geotropisch nach aufwärts gekrümmt.
	4 Samen keim.; das Wurzelende des Hypokotyls hat der Wurzel nicht zum Durchbruche verholfen, vielmehr führt der Hypokotyl unterstützt durch die wachsenden Keimbl. das Platzen d. Hüllen an der Rückenkante herbei. Der sich vorwölbende Hypokotylbogen richtet sich nach aufwärts.	2 Samen keimen; beide normal; der Hypok. wächst vertikal nach abwärts.	4 Samen keimen, indem Hypokot. und Keimblätter die Hüllen an der Dorsalkante zum Platzen bringen.
16. I.		Keine neue Keimung.	
	Die Keiml. von gestern strecken sich mit stark eingekrümmtem Gipfel nach aufwärts.	Die gestern erschienenen Keiml. wiederholen das geschilderte Verhalten.	Die raschwüchsigen Keiml. von gestern zeigen das Bild, das in Figur 19 *A* dargestellt ist. Ihre Wurzel ist vollkommen gesund.

Zunächst ergibt sich aus den Versuchen, daß die Mitwirkung des Schwerereizes allein für das regelmäßige Durchbrechen der Frucht- und Samenschale am Wurzelende nicht genügt. Es ist

hierbei, wie wir sehen, auch die Orientierung des Samens maßgebend. Der Durchbruch des Wurzelendes wird am sichersten erreicht, wenn die Früchte hochkant befestigt werden und der Wurzelbogen des ruhenden Embryos hierbei nach oben zu liegen kommt (Versuch 32 *B*); in diesem Falle unterstützt die positiv geotropische Reaktion das gleichgerichtete, dem Krümmungszustande im ruhenden Samen entsprechende primäre Wachstum. Aus umgekehrter und aus flacher Lage wird das gleiche nicht immer erreicht. Hierbei kann, wie wir aus den ersten Stadien der Streckung entnehmen, die geotropische Reaktion trotz optimaler Reizlage das durch die Verhältnisse im ruhenden Samen geschaffene und durch die Schalenstruktur bedingte Krümmungsbestreben zunächst nicht völlig unterdrücken (vergl. die ersten Keimungen in Versuch 32, *A* und *C*). Die positiv geotropische Stimmung hält übrigens im Hypokotyle nicht lange an. Bei jeder Stellung des Samens, die es dem Keimstengel nicht ermöglicht, seine positiv geotropische Reaktion zu Beginn der Keimung so auszuführen, daß sie dem Sinne nach der Primärkrümmung des ruhenden Embryos entspricht, kann nun aber während der kurzen positiv geotropischen Stimmungsperiode des Hypokotyls das Wachstum so stark gehemmt werden, daß zunächst keine Befreiung aus den umgebenden Hüllen erfolgt und erst nach erfolgter geotropischer Umstimmung der Keimstengel die Frucht- und Samenhülle an entgegengesetzter Seite durchbricht. Daß zu dieser Zeit die geotropische Umstimmung schon tatsächlich erfolgt ist, zeigt die deutliche Aufwärtsbewegung des aus der Schale hervortretenden Hypokotylbogens bei flach horizontal liegenden Früchten. Der Gipfel führt samt den Kotyledonen nach vollständiger Befreiung von der Fruchthülle eine scharfe Gegenkrümmung aus und wird unterdessen durch die exakt negativ geotropisch wachsenden basalen Teile aufwärts gehoben.

Aus einer genaueren Untersuchung der morphologischen Verhältnisse in der Frucht- und Samenschale, die ich nicht durchgeführt habe, ließen sich vielleicht Anhaltspunkte für die Erklärung der besonders wirksamen Hemmung am Wurzelende des Samens gewinnen. Immerhin blieb noch die Frage offen, ob die doch nicht ganz den natürlichen Verhältnissen entsprechenden Keimungsbedingungen im feuchten Raume das eigentümliche Verhalten bei der Keimung irgendwie verursachen. Die folgenden, in Erde durchgeführten Versuche geben darüber Aufschluß. Zudem sollte sich zeigen, ob die oberen Hypokotylteile bei solchen Keimpflanzen, die

in normaler Weise die Hüllen durchbrochen hatten, den vom primären, kurz andauernden positiven Geotropismus des Hypokotyls geschaffenen Krümmungszustand auch nach erfolgter geotropischer Umstimmung noch beibehalten.

Hierzu wurden gequollene Früchte möglichst oberflächlich und wurzelrecht in großer Zahl in Gefäße mit Erde gepflanzt, die Gefäße gleich darauf horizontal gelegt. Die hervorwachsenden Keimlinge, welche die Hüllen noch nicht abgestreift, demnach sicher in der Wurzelrichtung gekeimt hatten, zeigten im oberen Teile des Hypokotyls noch deutlich die während der positiv geotropischen Stimmungsperiode unabhängig von der ursprünglichen relativen Lage des Embryos zur Horizontalen ausgeführte Krümmung. An den Keimlingen hingegen, die über dem Boden von Frucht- und Samenhülle befreit erschienen, konnte hierüber nichts Bestimmtes mehr festgestellt werden. Die Untersuchung des Inhaltes der Gefäße ergab, daß auch in Erde Keimungen vorkommen, bei welchen nicht die Wurzel als erstes hervortritt, sondern Hypokotyl und Kotyledonen durch ihr Wachstum sich an der Rückenkante der Frucht bogig herausschieben. Die Wurzel zeigte sich in allen solchen Fällen lebenskräftig. Im Verlaufe der Entwicklung jener Keimlinge, die mit der Fruchtschale über dem Boden erschienen waren, ging die Krümmung, sich bedeutend verstärkend, regelmäßig in die Ebene der Primärkrümmung des ruhenden Embryos über.

Wie sich der Hypokotylgipfel späterhin verhält, zeigt der folgende Versuch.

Versuch 33.

Gequollene Früchte wurden am 10. I. in Gefäße mit Erde möglichst wurzelrecht, zum Teil locker und oberflächlich, zum Teil tiefer und fester gepflanzt. Die ersten Keimlinge (aus den oberflächlich gepflanzten Früchten) erschienen am 13. I. mit der Hülle und in gekrümmtem Zustande über dem Boden. An diesem Tage kamen je 2 Gefäße (eines mit oberflächlich, eines mit tiefer gepflanzten Früchten) auf den Klinostaten im Dunkeln und im Lichte, je 2 Gefäße verblieben im Lichte und im Dunkeln in vertikaler Stellung.

14. I. Die Krümmung der Keimlinge hat sich unter jeder Bedingung bedeutend verstärkt; sie führt in vielen Fällen zu Spiraleindrehungen des Gipfels. Die Kotyledonen haben sich nahezu vollkommen von der Hülle befreit. Krümmungsebene konstant.

Es erscheinen die fester gepflanzten Keimlinge, zuerst ihr stark gekrümmter Hypokotyl. Nach Befreiung der Kotyledonen vom Boden erfolgt im Gipfel eine starke Eindrehung.

15. I. Die Hypokotyle aller Keimlinge haben sich im Gipfel gerade gestreckt. Die übrigen Zonen des Stengels führen besonders auf dem Klinostaten verschiedene Krümmungen aus, die nicht weiter verfolgt werden.

Die Kotyledonen bewegen sich in konstanter Ebene sowohl bei den vertikalen als auch bei den rotierenden Keimlingen durch weitere 3 Tage im Lichte und im Dunkeln, wobei sich das eine Keimblatt nicht selten anders verhält als das zweite.

Nach den besprochenen Versuchen, die als bemerkenswertes Nebenresultat ergeben haben, daß die Art der Befreiung des keimenden Embryos von den umgebenden Hüllen von der Orientierung der Frucht abhängen kann, ist bei den bedeutenden Krümmungen der apikalen Teile der Keimpflanze von *Atriplex* eine nachweisliche geotropische Reaktion nicht beteiligt. Die Krümmungen erfolgen autonom und schon in der Anlage in deutlicher konstanter Abhängigkeit vom primären Krümmungszustand des ruhenden Embryos.

Das Licht beeinflußt die Krümmungsvorgänge anfangs gar nicht, im Verlaufe der späteren Entwicklung nur in sehr geringem Maße.

B. Versuche mit *Galium saccharatum* All.

Aus den Versuchen mit Halbfrüchtchen, die nach eintägiger Quellung in rotierenden feuchten Zylindern mittels Hollundermark befestigt worden waren, ergab sich, daß der Hypokotyl auch ohne Mitwirkung des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerereizes das Würzelchen aus der Samen- und Fruchthülle herauszuführen vermag und zunächst rektipetal ist. Nach ziemlich trägem, 48-stündigem Wachstum erfolgt dann eine scharfe Einkrümmung in der Krümmungsebene des ruhenden Embryos. Es galt nun festzustellen, ob diese autonome Krümmungstendenz sich auch dann bemerkbar macht, wenn die Keimung unter konstant gleichsinnigem Schwerkraftseinflusse vor sich geht. Entsprechend vorgequollene Früchtchen kamen in der geschilderten Weise befestigt in feuchte Zylinder, die zum Teil im Dunkeln, zum Teil am Tageslicht vertikal aufgestellt wurden. Die Fixierung der Früchte erfolgte einmal so, daß das Wurzelende des ruhenden Embryos möglichst genau nach abwärts sah, das andere Mal so, daß die Krümmungsebene des ruhenden Keimlings parallel mit der Horizontalen zu liegen kam. Das Ergebnis war in allen Gefäßen dasselbe. Als Beispiel habe ich die Krümmungstätigkeit eines aus normal fixierter Frucht im Dunkeln erwachsenen Keimlings mit Hinweglassung aller Stadien, die keine

besonders starken Unterschiede gegenüber den gezeichneten aufwiesen, in Fig. 20 wiedergegeben. Wir sehen, daß die bei Rotation auf dem Klinostaten auftretende Krümmung auch bei normalem Wachstum nach beiläufig 48-stündiger, exakt positiv geotropischer Streckung eintritt. An den Stadien vom 29. I. bis zum 31. I. bemerken wir, wie diese Einkrümmung im Wettstreit mit der positiv geotropischen Reaktion gegen die oberen Teile des Keimstengels fortschreitet, während die basalen Teile sichtlich nach erfolgter geotropischer Umstimmung die Tendenz zeigen, sich nach aufwärts zu krümmen. Noch immer ist der positive Geotropismus in den oberen Teilen des Keimstengels jedoch wirksam: er hat am 2. II. den ganzen Hypokotyl in die vertikale Lage zurückgeführt, aus welcher sich die unteren, negativ geotropischen Teile des Stengels bald darauf aufkrümmen. Das Wurzelende hat mittlerweile am Boden des Gefäßes einen festen Halt gewonnen und das nach aufwärts wandernde, positiv geotropische Wachstumsmaximum drängt den Keimstengel nach oben, während die in der fixierten Frucht noch festgehaltenen Kotyledonen die Gipfeleinkrümmung im weiteren Verlaufe passiv verstärken. Die geschilderte Entwicklung gibt uns eine Vorstellung von den Krümmungsvorgängen des Keimstengels bei der im Boden erfolgenden Keimung, wenn wir uns das ganze System statt am Früchtchen an der Wurzel fixiert denken. Von dem Grade der Fixierung des Früchtchens in der Erde wird es dann weiter abhängen, ob die bei ermöglichter freier Bewegung zutage tretenden Krümmungen auch tatsächlich zur Ausführung gelangen.

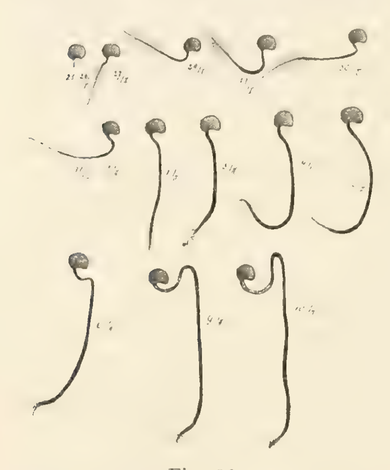


Fig. 20.
Entwicklungsstadien eines Keimlings von *Galium saccharatum* in feuchtem, dunkl. Raume bei fixierter Lage d. Halbfrüchtch. Am 5. II. hat das Wurzelende am Boden des Gefäßes Rückhalt gefunden.

Aus Samen, die nach 24-stündiger Quellung in Gefäße mit Erde teils fester und tief, teils locker und oberflächlich gepflanzt wurden, erschienen die Keimlinge in stark gekrümmtem Zustande nach 8 bis 15 Tagen an der Erdoberfläche. Die Geradstreckung des Hypokotyls vollzog sich bei jenen Keimlingen, die aus tiefer

gepflanzten Früchten erwachsen waren und dementsprechend beim Durchbrechen der Erde die Fruchtschale vollkommen abgestreift hatten, am Lichte und im Dunkeln innerhalb der darauf folgenden 48 Stunden, gleichviel, ob sich die Keimlinge in normaler Stellung oder in Rotation auf dem Klinostaten befanden. Die Dunkelkeimlinge setzten hierauf sofort im Bereiche des ganzen Hypokotyls mit sehr starken unregelmäßigen Nutationen ein, die auf dem Klinostaten viel ansehnlicher ausfielen als in vertikaler Stellung unter dem gleichmäßigen Einflusse der Schwerkraft.

Konnte infolge der oberflächlichen Lage des Früchtchens oder wegen allzugeringer Festigkeit des Substrates das Fruchtgehäuse nicht abgestreift werden, so wurden die Krümmungen nach dem Verlassen des Bodens im Lichte und im Dunkeln, bei Normalstellung und bei Rotation verstärkt. Am Lichte bedurfte es zur Erreichung der normalen Ruhelage 72 Stunden, während welcher sich die Kotyledonen vollständig vom Fruchtgehäuse befreiten, im Dunkeln wurde die Normalstellung in diesem Falle überhaupt nicht erreicht. Die Nutationen eines im Dunkeln und in normaler Stellung mit Fruchtschale hervorgewachsenen Keimlings zeigt Fig. 21, *A*, *B* und *C*.

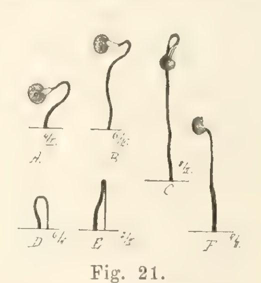


Fig. 21.
A, *B*, *C* Stadien eines Keiml. von *Galium saccharatum*, dem es nicht gelungen, sich beim Durchwachsen der Erde von der Fruchtschale zu befreien. *D*, *E*, *F* die Frucht, aus welcher der Keiml. erwachsen, wurde in oberflächlicher Lage in der Erde festgeklemmt, am Abende des 7. II. erfolgte die Lockerung.

Bei Durchsicht der reichhaltigen Monographie über die Keimlinge der Samenpflanzen von Lubbock fielen mir eine Reihe von Abbildungen auf, in welchen der Hypokotyl so dargestellt ist, daß er vom Samenende zum Wurzelende einen einzigen, steil nach aufwärts gerichteten Bogen beschreibt. So fand ich auch den Keimling von *Galium saccharatum* abgebildet[1]). Nach den Erfahrungen bei den Versuchen mit *Galium* im feuchten Raume und aus den herangezogenen Figuren selbst war zu schließen, daß diese starke, einen großen Teil des Keimstengels einnehmende Krümmung keine rein aktive Wachstumserscheinung sein könne. Zur Entscheidung machte ich noch den folgenden Versuch. Ich

1) Lubbock, A contribution to our knowledge of Seedlings, 2 Bände, London 1892; Bd. I, S. 29, Fig. 60 und Bd. II, S. 75, Fig. 441.

fixierte die gequollenen Früchte in Erde ziemlich oberflächlich und mit Hilfe zweier Steinchen besonders fest. Nach 8 bis 10 Tagen war das starke Knie, wie es Fig. 21 *D* zeigt, erreicht. Daß es sich hierbei um eine passive Erscheinung handelt, zeigen die folgenden Stadien *E* und *F* ganz deutlich. Der ganze Hypokotyl ist zu dieser Zeit negativ geotropisch, die Krümmung rein passiv. Gleich, nachdem das in Fig. 21 *F* dargestellte Stadium erreicht war, setzte der Hypokotyl mit den in Fig. 21, *A*, *B* und *C* gezeichneten sekundären Krümmungen ein. Aus gleich gepflanzten Früchten erwachsene Keimlinge, die sofort nach dem Erscheinen des Knies an der Erdoberfläche auf den Klinostaten kamen, führten während der Rotation die verschiedensten Krümmungen aus, ohne die Lockerung der Frucht vom Erdboden zu erreichen.

In der Entwicklung des Keimstengels von *Galium* treten nach den geschilderten Versuchen zweimal durch innere Ursachen hervorgerufene Krümmungsbewegungen auf. Das erste Mal nach beiläufig 48-stündigem, exakt positiv geotropischem Wachstum eine starke Einkrümmung in konstanter, durch die Orientierung der Primärkrümmung im ruhenden Samen bestimmter Ebene. Zur Zeit dieser in den oberen Teilen des noch kurzen Hypokotyls erfolgenden Bewegung ist die Bewegungszone selbst noch positiv geotropisch. Die autonome Krümmungstendenz wird durch den Geotropismus nicht völlig unterdrückt und nur insofern beeinflußt, als in Fällen, wo die Ebene der autonomen Krümmung mit der Schwerkraftsebene nicht zusammenfällt, vorübergehend verschiedene intermediäre Stellungen erzielt werden. Zum zweiten Male krümmt sich der Hypokotyl völlig unbeeinflußt von der Schwerkraft in stärkerem Maße ein, wenn es dem Keimling beim Durchbrechen des Bodens nicht gelang, die Fruchthülle abzustreifen. Ob diese Bewegung mit Spannungsverhältnissen der im hemmenden Gehäuse unter gleichzeitiger Absorption des Nährgewebes sich vergrößernden Keimblätter zusammenhängt, kann ich nicht entscheiden, da es nicht möglich war, solche Keimlinge ohne Schädigung der Kotyledonen von der harten Fruchtschale künstlich zu befreien.

Das Tageslicht hat auf die primären Krümmungen keinen Einfluß; auch die Aufrichtung des Gipfels, der die Fruchthülle im Boden gelassen hat, wird durch das Licht nicht wesentlich beschleunigt; wohl aber übt das Licht einen hemmenden Einfluß auf die sekundären Krümmungen von Keimlingen aus, die mit der Fruchthülle aus dem Boden herauswachsen. Diese erreichen die Normalstellung überhaupt nur im Tageslichte.

C. Versuche mit Coniferen.

Alle Versuche, Samen von Coniferen im feuchten Raume, sei es auf dem Klinostaten rotierend, sei es in normaler Stellung zur Keimung zu bringen, scheiterten. Es wurde mit *Abies alba* Mill., *Picea excelsa* (Poir.) Link und *Pinus silvestris* L. versucht, doch stets vergebens. Daher mußte ich auf die Feststellung der Krümmungstätigkeit des Keimstengels zu Beginn der Keimung verzichten und trachtete, durch Ankeimung in wurzelrechter Stellung gepflanzter Samen in feuchtem Sägemehl eine entsprechende Zahl von Versuchsobjekten zu gewinnen. Durch Aussaaten in großer Menge erreichte ich die gewünschte Zahl gleichmäßig entwickelter Keimlinge von *Pinus silvestris* und *Picea excelsa*, wogegen das zur Verfügung stehende Saatgut von *Abies alba* auch bei Massenaussaat sehr wenig gleichmäßig entwickeltes Material lieferte. Die Versuche wurden daher auf die zwei erstgenannten Arten beschränkt.

In Sägemehl angekeimte Samen von *Pinus* und *Picea* mit vertikal nach abwärts gestrecktem Hypokotyl und Würzelchen (Länge des Hypokotyls 3—5 mm) wurden zunächst in Erde verpflanzt, die Gefäße hierauf im Dunkeln horizontal gelegt. Nach 24 Stunden war der Hypokotyl S-förmig gekrümmt. Bei den kürzeren Keimlingen entsprach die durch den positiven Geotropismus erzeugte Krümmung der oberen Hypokotylhälfte der Krümmung der negativ geotropischen Basis; bei den Keimlingen, die zu Beginn des Versuches im Wachstum etwas vorgeschritten waren (Hypokotyllänge 5 mm), betrug die durch den positiven Geotropismus des Hypokotylgipfels erzeugte Krümmung 30—40°. Die Keimlinge streckten sich hierauf durch 48 Stunden ohne jede Änderung in der Stellung des Hypokotylgipfels. Erst nach 4 Tagen — vom Versuchsbeginn an gerechnet — setzte im obersten Teile des Hypokotyls neuerdings eine sehr starke Krümmungstätigkeit ein. Zu diesem Zeitpunkte begannen die Kotyledonen sich aus dem Samen herauszuschieben. In horizontal gelegten Gefäßen, die mit Keimlingen bepflanzt wurden, deren vertikal nach abwärts gewachsener Hypokotyl im Sägemehl die Länge von 5 mm überschritten hatte, konnte überhaupt keine positiv geotropische Reaktion im Bereiche des Hypokotyls beobachtet werden. Auch diese streckten sich zunächst ohne Änderung der Gipfellage empor und begannen nach 1 bis 2 Tagen mit intensiver Krümmungstätigkeit.

Die geschilderten Versuche zeigen, daß der Keimstengel der untersuchten Coniferen zu Beginn der Keimung positiv geotropisch ist und daß die positiv geotropische Reaktionsfähigkeit auch nach erfolgter Umstimmung in der Basis für kurze Zeit anhält. Der durch die primäre positiv geotropische Reaktion erreichte Krümmungszustand wird jedoch auch nach Verlust der geotropischen Reaktionsfähigkeit der betreffenden Bewegungszone zunächst beibehalten und erst nach 24 bis 48 Stunden setzt von der durch die positiv geotropische Reaktion geschaffenen Lage ausgehend in gleicher Zone eine erneute gleichsinnige Krümmungsbewegung ein. Es mußte nunmehr die Frage beantwortet werden, ob diese erneute Krümmung eine neuerliche geotropische Reaktion in sich schließt oder nur durch innere Ursachen veranlaßt wird. Hierzu diente der folgende Versuch.

Versuch 34.

Keimlinge von *Pinus* und *Picea* aus in Sägemehl angekeimten Samen mit 3—6 mm langem, möglichst geradem Hypokotyl wurden am 8. III. in je 2 Gefäße mit Erde gepflanzt; je ein Gefäß kam auf den Klinostaten, je eines verblieb in vertikaler Stellung. Alles im Dunkeln. In jedem Gefäße 9 Keimlinge. Protokoll über *Picea* (*Pinus* verhielt sich ganz ähnlich).

	Vertikal	Rotierend
9. III.	Die Keiml. wachsen ohne jede Veränderung der Gipfellage weiter.	
10. III.	5 Keiml. haben sich im obersten Teile des Hypokotyls gekr. (60—90°); 4 Keiml. (die jüngeren) gerade.	6 Keiml. haben sich im obersten Teile des Hypokotyls gekr. (60—90°); 2 Keiml. gerade; 1 Keiml. wächst nicht mehr.
11. III.	Die Krümmungen sind verstärkt (bis zu 180°). die Basen der Kotyledonen werden sichtbar.	
12. III.	Krümmungsgrad vom gestrigen nicht sehr verschieden.	Wieder versagt ein Keimling.
13. III.	Krümmung sehr bedeutend verstärkt; Spiraldrehung; die Kotyledonen sind fast zur Gänze sichtbar.	
14. III.	5 Keiml. (hiervon 2, deren Krümmung nicht sehr bedeutend war) gerade oder nahezu gerade; 4 Keiml. noch sehr stark eingekrümmt.	2 Keiml. gerade; 5 Keiml. sehr stark eingekrümmt.
15. III.	Stand der Kultur Figur 22 *A*.	Stand der Kultur Figur 22 *B*.

Der Ausfall des zweimal mit gleichem Erfolge wiederholten Versuches spricht ganz deutlich gegen eine Beteiligung des Schwerkraftsreizes an der starken sekundären Einkrümmung des frei beweglichen Gipfels der untersuchten Keimpflanzen. Die Beeinflussung der Krümmung durch das Licht ergibt sich ohne weiteres aus der Figur 23. Der Keimling, dessen Krümmungsstadien während der Rotation auf dem Klinostaten dargestellt sind, hatte die Ausgangslage unter dem Einflusse der Schwerkraft in vertikaler Stellung am Lichte erreicht und wurde zur Darstellung gewählt, weil er von allen unter gleichen Bedingungen wachsenden Keimpflanzen die stärkste Krümmungstätigkeit zeigte.



Fig. 22.
Keimlinge von *Picea excelsa*. Stand nach 7-tägiger Rotation auf dem Klinostaten im Dunkeln *B*; *A* die gleichaltrigen Kontrollpflanzen in vertikaler Stellung.

Wie bei *Galium* macht sich auch bei den Coniferen im späteren Verlaufe der Entwicklung eine starke Krümmungstätigkeit im Gipfel bemerkbar zu einer Zeit, da sich am Wurzelende des Samens die Basen der Kotyledonen zeigen. Schon dort wies ich auf die Möglichkeit hin, daß dies sekundäre, durchaus nicht in einer bestimmten Ebene verharrende Bewegen der freien Gipfelzone mit Spannungsverhältnissen zusammenhängen könnte, welche durch die im Endosperm sich expandierenden Kotyledonen geschaffen werden. Bei *Galium* hatten meine Versuche, die Kotyledonen ohne Verletzung vorzeitig von der Frucht zu befreien, keinen Erfolg. Bei den Coniferen gelingt dies zwar ziemlich leicht, doch wird die Entwicklung der Keimblätter nach Befreiung vom Endosperm so stark gestört, daß ein Schluß auf die Bewegungserscheinungen unter normalen Ernährungsbedingungen nicht tunlich erscheint.



Fig. 23.
Krümmungsstadien des Gipfels eines Keimlings von *Pinus silvestris* auf dem Klinostaten im Tageslichte. Die Anfangslage am 15. II. war in vertikaler Stellung erreicht.

Endlich wurde noch untersucht, ob der Hypokotylgipfel der Coniferen auch noch dann nach dem Erscheinen über der Erde

weiter eingekrümmt wird, wenn sich die Kotyledonen schon unter dem Boden von der Samenschale befreit haben. Von den zur Ankeimung in Sägemehl ausgelegten Samen wurden am 15. III. solche ausgesucht, bei denen das Endosperm durch die am Wurzelende gespaltene Testa sichtbar war, deren Hypokotyl und Würzelchen sich jedoch noch nicht gestreckt hatten. Sie wurden in Gefäße mit Erde etwa 1—2 cm tief gepflanzt. Die Keimlinge erschienen ziemlich gleichmäßig um den 27. III. mit knieförmig gebogenem Hypokotyl an der Erdoberfläche. Die weitere Entwicklung, die im Lichte und im Dunkeln, in normaler Stellung und auf dem Klinostaten ziemlich gleichmäßig vor sich ging, war die folgende: der aufwärts strebende Hypokotyl zog unter starker Gegenkrümmung in seinen basalen Zonen den Kotyledonarquirl aus der Erde völlig heraus und richtete sich in den darauf folgenden 48 Stunden völlig gerade. Eine Verstärknng der Einkrümmung nach Befreiung der Kotyledonen vom Erdboden erfolgte nicht mehr.

Wie bei *Galium* herrscht demnach das starke, von der Schwerkraft unbeeinflußte Krümmungsbestreben im Hypokotylgipfel der Keimlinge nur in der Zeit, da die Kotyledonen wachsen und mit dem Aufsaugen des Nährgewebes beschäftigt sind. Zu Beginn des Hypokotylwachstums auftretende Einkrümmungen sind im Gegensatze zu *Galium* rein positiv geotropische Reaktionen.

Anhangsweise möchte ich bemerken, daß sich der in früheren Abschnitten besprochene Einfluß mangelhafter Wasserversorgung der Wurzel auf die Gipfelkrümmungen des Hypokotyls bei den Coniferen in besonders auffälliger Weise bemerkbar macht.

D. Versuche mit *Ricinus communis* L.

Die Schwierigkeit, Samen von *Ricinus* im feuchten Raume bei den in den Versuchsräumen herrschenden Temperaturverhältnissen in entsprechender Anzahl zur Keimung zu bringen, war auch hier wieder Ursache, daß von den Versuchen über den Verlauf des ersten Wachstums bei Ausschluß konstant gleichsinnig wirkender Schwerkraft Abstand genommen werden mußte. Zur Erzielung einer größeren Zahl gleichmäßig entwickelter Keimlinge wurden die in ganz lockerer Erde wurzelrecht gepflanzten Samen zur Ankeimung ins Wärmezimmer des Institutes (Temperatur 26°) gebracht, wo nach vorhergegangener 2- bis 3-tägiger Quellung in Wasser der in Fig. 24 *A* u. *B* dargestellte Zustand beiläufig nach 5 Tagen erreicht

wurde. Aus den herangezogenen Figuren ist ersichtlich, daß der Hypokotyl von *Ricinus* zu Beginn der Keimung exakt in der durch den positiven Geotropismus bestimmten Richtung wächst, wobei sich zunächst, mindestens unter dem konstant gleichsinnigen Schwerkrafteinflusse, keinerlei Krümmungstendenzen bemerkbar machen.

Keimlinge in dem gezeichneten Stadium wurden nunmehr derart in Gefäße wurzelrecht verpflanzt, daß der größte Teil des Hypokotyls und die vom Endosperme umschlossenen Kotyledonen frei in die Luft ragten. Gleich darauf legte ich die Gefäße teils im Lichte, teils im Dunkeln horizontal und zwar so, daß die relative Lage der Kotyledonarfläche zur Horizontalen eine verschiedene war. Das Ergebnis nach 24 Stunden zeigt Fig. 24 *C* u. *D*. Während die Basis des Keimstengels bereits die geotropische Umstimmung erfahren hat, bewahren die oberen Zonen die ursprüngliche Stimmung und reagieren, in die optimale Reizlage versetzt, völlig unabhängig von der relativen Lage der Kotyledonen exakt positiv geotropisch. Im weiteren Verlaufe des Wachstums beginnen sodann sehr bald von der durch den positiven Geotropismus geschaffenen Anfangslage ausgehend stärkere Einkrümmungen des Gipfels, die sich dadurch charakterisieren, daß sie die Krümmungsebene nicht bewahren, mithin kaum mehr eine positiv geotropische Reaktion in sich schließen.

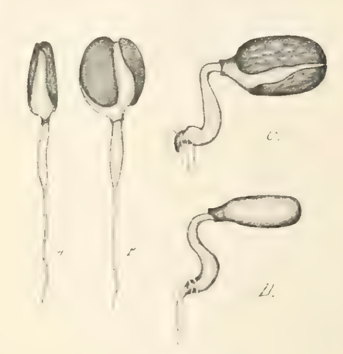


Fig. 24.
A aus wurzelrecht gepflanzten Samen erwachsener Keimling von *Ricinus communis*, *B* derselbe um 90° gedreht. *C* u. *D* Hypokotylkrümmung 24 Std., nachdem die Keimlinge horizontal gelegt worden waren.

Versuche mit gleichem Ausgangsmaterial (das in Fig. 24 *A* u. *B* gezeichnete Stadium) auf dem Klinostaten und in normaler Stellung zeigten mir, daß sich die Krümmungsvorgänge im Gipfel der *Ricinus*-Keimpflanze unter den genannten zwei Bedingungen doch nicht so gleichmäßig verhalten, wie es für die entsprechenden Bewegungsvorgänge bei den Coniferen festgestellt werden konnte. Ich habe aus meinen Protokollen einen Keimling jeder unter gleichen Bedingungen wachsenden Gruppe ausgewählt und den Verlauf der Krümmung dieser Pflanzen in Fig. 25 *A*, *B*, *C*, *D* wiedergegeben. Die einzelnen Individuen einer Gruppe reagierten im großen und ganzen ziemlich gleichmäßig, nur die Ebene der Krümmung ver-

änderte sich im Verlaufe der Bewegung bei dem einen Individuum stärker als bei dem anderen. Es seien zunächst die beiden Lichtkeimlinge (Fig. 25 *A*: normale Stellung, Fig. 25 *B*: rotierend) besprochen.

Die Anfangslage des Gipfels am 19. XI. wurde schon vor Versuchsbeginn in vertikaler Stellung erreicht und ist, wie aus früheren

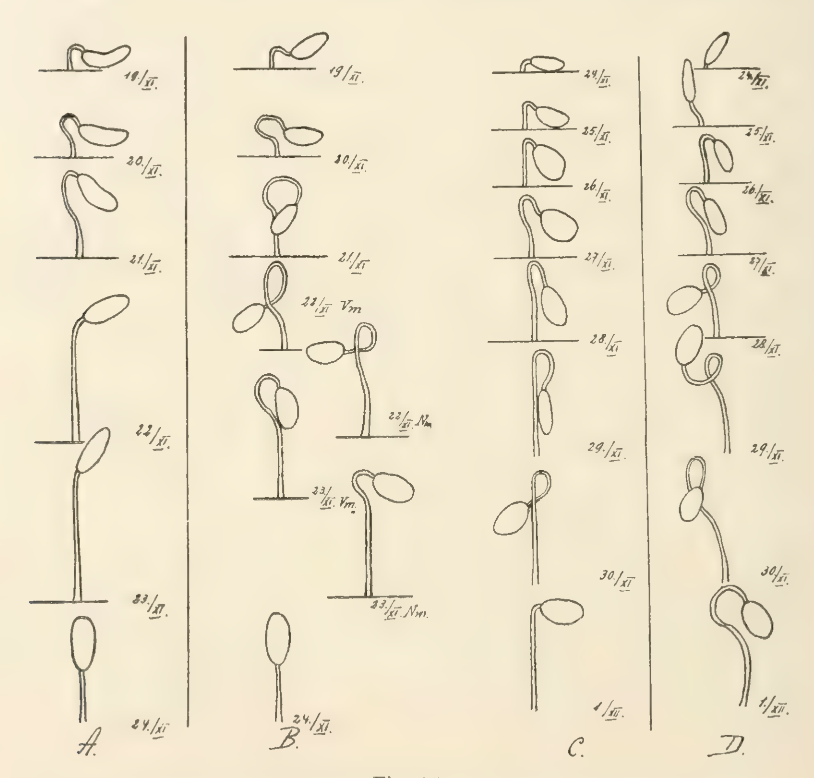


Fig. 25.

Krümmungsstadien des Hypokotyls von *Ricinus*-Keimlingen, *A* in vertikaler Stellung im Tageslichte, *B* auf dem Klinostaten im Tageslichte, *C* in vertikaler Stellung im Dunkeln, *D* auf dem Klinostaten im Dunkeln. Die Anfangslagen am 19. XI., bezw. 24. XI. wurden bei der in vertikaler Stellung erfolgten Ankeimung erreicht. Am 29. XI. verhindert das flach auf den Hypokotyl stoßende Endosperm die Weiterführung der Krümmung. Die Folge der mechanischen Hemmung ist der Zustand am 30. XI., unterdessen hatte sich das Endosperm gedreht.

Versuchen hervorgeht, in ihrer Anlage eine positiv geotropische Reaktion. In den folgenden Tagen, besonders am 22. XI., macht sich ein bedeutender Unterschied in der Gipfeleinkrümmung des Keimlings in normaler Stellung und des rotierenden Keimlings be-

merkbar. Das negativ geotropisch gestimmte Wachstumsmaximum rückt apikalwärts fort und die geotropische Reaktion vermag die auf dem Klinostaten rein zutage tretende, inneren Bewegungsursachen entspringende Reaktion fast völlig zu unterdrücken. Gleichwohl erzielen die ohne Mitwirkung des konstant gleichsinnigen Schwerkraftsreizes sich abspielenden, selbstregulatorischen Vorgänge die Rückführung der Krümmung in die Normallage in gleicher Zeit wie die negativ geotropische Reaktion. Die rückläufige autonome Bewegung setzte, wie wir sehen, nach Erreichung des Krümmungsmaximums am Nachmittage des 22. XI. ein und erzielte die Normalstellung in beiläufig 36 Stunden aus einer Lage, zu deren Herstellung über 4 Tage benötigt wurden. Gleich nach erreichter Aufrichtung des Gipfels oder schon während des rückläufigen Bewegungsvorganges beginnen im Bereiche des ganzen Keimstengels auf dem Klinostaten unbestimmte Nutationen, die nicht weiter verfolgt wurden.

Die beiden Dunkelkeimlinge zeigen folgendes:

Zu Beginn des Versuches waren die beiden Keimlinge vollkommen gerade. In den ersten zwei Versuchstagen krümmt sich nur der in vertikaler Stellung. Diese Krümmung ist eine positiv geotropische Reaktion. Am dritten Versuchstage (26. XI.) ist die Krümmung in beiden Fällen so ziemlich gleich; es hat die vom Schwerkraftsreize unabhängige Krümmungstätigkeit begonnen. In den folgenden Tagen (besonders am 28. und 29.) macht sich der hemmende Einfluß des negativen Geotropismus beim normal stehenden Keimling bemerkbar, freilich nicht in dem Maße, wie es bei gleichzeitiger Einwirkung des Lichtes der Fall ist. Am 29. abends beginnt die rückläufige Bewegung, die auch im Dunkeln sowohl selbstregulatorisch als auch unter Mitwirkung des Schwerereizes gleichzeitig am 2. XII. (das Stadium ist nicht mehr gezeichnet) erreicht wird. Hierzu benötigten die Keimlinge nach Erreichung des Krümmungsmaximums im Dunkeln etwas mehr Zeit (beiläufig + 24 Stunden) als unter dem Einflusse des Lichtes.

Aus den mehrmals in gleicher Weise durchgeführten Versuchen mit *Ricinus*-Keimlingen ergibt sich, daß die nach erfolgter geotropischer Umstimmung in der Hypokotylbasis bei frei beweglichem Gipfel zu beobachtenden starken Krümmungsbewegungen zunächst positiv geotropisch eingeleitet und sodann autonom in gleichem Sinne, jedoch nicht in konstanter Ebene durch einige Zeit fortgesetzt werden. Auf diese Krümmungstätigkeit hat der negative

Geotropismus, besonders unter gleichzeitiger diffuser Lichteinwirkung einen starken hemmenden Einfluß, hingegen übt das Licht allein keine besonders augenfällige Reduktion auf den Grad der Einkrümmung aus. Die rückläufige Bewegung erfolgt selbstregulatorisch; die Normallage wird selbst aus stark gekrümmter Anfangslage unter Mitwirkung des richtenden Schwerkraftsreizes und ohne diese gleichzeitig erreicht. Auf diese Bewegung wirkt das Licht beschleunigend.

Wenn wir von der Beeinflussung des Krümmungsverlaufes durch den negativen Geotropismus des Stengels absehen, so verhält sich der Keimling von *Ricinus* rücksichtlich der Gipfeleinkrümmung genau so wie die Keimlinge der untersuchten Coniferen und ähnlich wie die Keimpflanze von *Galium saccharatum*. Und in der Tat sind auch bei *Ricinus* während der ganzen Periode der starken Krümmungsbewegung die Kotyledonen mit dem Aufsaugen des Nährgewebes beschäftigt. Werden *Ricinus*-Samen so tief und fest gepflanzt, daß der knieförmig gebogene Hypokotyl die größtenteils vom Endosperme befreiten Keimblätter aus dem Boden zieht[1]), dann folgen nach Befreiung des Gipfels wie bei den genannten Pflanzen keine starken Krümmungen mehr, sondern es setzen gleich die unter dem Einflusse des Lichtes beschleunigten, zur Vertikalstellung des ganzen Stengels führenden Gegenvorgänge ein. In gleicher Weise verhalten sich auch die kleinen Keimpflanzen aus den endospermhältigen Samen von *Bupleurum rotundifolium* L. und *Nigella damascena* L. Die Tatsache, daß die starken Einkrümmungen bei Keimlingen aus endospermhältigen Samen ohne Rücksicht auf die systematische Stellung der Pflanzen in gleicher Weise zu jener Zeit in Tätigkeit gesetzt werden, da sich die Kotyledonen im Endosperme unter gleichzeitiger Aufsaugung desselben vergrößern, läßt unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Tatsache, daß Keimlinge aus endospermlosen Samen unter normalen Bedingungen niemals derartige Bewegungen ausführen, den Schluß zu, daß diese ohne Mitwirkung äußerer Faktoren zustandekommenden, wenn auch durch äußere Faktoren beeinflußbaren Nutationen im oberen Teile des Hypokotyls mit Vorgängen in den vom Endosperme umschlossenen Kotyledonen ursächlich zusammenhängen. Welcher Art der Zusammenhang ist, läßt sich nicht sagen. Daß hierbei möglicherweise Spannungsverhältnisse im Spiele sein könnten, wurde schon erwähnt.

1) Vgl. Fig. 435, S. 609 in Sachs' Lehrbuch.

E. Zusammenfassung.

1. Der Hypokotyl der kreisförmig gebogenen Embryonen von *Atriplex hortense* wächst zu Beginn der Keimung im Sinne der Primärkrümmung des ruhenden Embryos und führt nach kurzer Zeit eine starke Gegenkrümmung in gleicher Ebene aus. Diese bleibt, sich zusehends verstärkend, nach erfolgter geotropischer Umstimmung der basalen Teile des Stengels in seinem oberen Teile erhalten und rückt schließlich in die langgestreckten Kotyledonen. Der primäre positive Geotropismus des Hypokotyls, der nur kurze Zeit andauert, kann in manchen Fällen, doch stets nur in der ersten Streckungsperiode des Organs die durch die Ausgangslage geschaffene Krümmungstendenz der Richtung nach beeinflussen. Das Licht übt auf die primären Krümmungsvorgänge gar keinen, auf die Gegenvorgänge, die zur schließlichen Aufrichtung des Gipfels führen, einen sehr schwachen Einfluß aus.

2. Ob bei der Keimung der Samen von *Atriplex* die Wurzel als erstes Organ aus der Samen- und Fruchthülle tritt, hängt in vielen Fällen von der Orientierung der Frucht ab[1]). Am sichersten wird der normale Keimungsmodus erreicht, wenn die ruhenden Embryonen so liegen, daß das positiv geotropische Wachstum des Keimstengels der Richtung nach mit der durch die Primärkrümmung des ruhenden Keimlings geschaffenen Wachstumstendenz zusammenfällt. Andernfalls findet das Wurzelende des Keimlings nicht selten in den Hüllen einen derartigen Widerstand, daß das Heraustreten des Keimlings erst nach der geotropischen Umstimmung im Hypokotyle auf der entgegengesetzten Seite der Frucht erfolgt. Der Hypokotylgipfel führt gleich nach der völligen Befreiung von der Schale die schon erwähnte Gegenkrümmung aus.

3. Das Wachstum des Hypokotyls von *Galium saccharatum*, von *Picea excelsa* und *Pinus silvestris*, endlich von *Ricinus communis*, *Nigella damascena* und *Bupleurum rotundifolium* ist zu Beginn der Keimung ein positiv geotropisches. Nach erfolgter Umstimmung in der Hypokotylbasis reagiert der Gipfel noch positiv geotropisch und behält den durch die positiv geotropische Reaktion geschaffenen Krümmungszustand bei. Mit dem Wachstum der vom Endosperme umschlossenen Kotyledonen setzt aus jeder zu

1) Dies gilt zunächst nur für die untersuchten hellbraunen Früchte mit senkrechtem Samen aus den perianthlosen weiblichen Blüten.

diesem Zeitpunkte erreichten Ausgangslage bei ermöglichter freier Bewegung eine autonome, der Ebene nach unbestimmte, starke Krümmungsbewegung in den oberen Teilen des Hypokotyls ein, die nicht mehr zur Beobachtung gelangt, wenn sich die Kotyledonen im Erdboden vollständig entwickelt haben und vom Endosperme befreit durch den aufwärts strebenden Hypokotyl hervorgezogen werden.

4. Während der positiv geotropischen Stimmungsperiode macht sich im Hypokotyl von *Galium saccharatum* eine kurz andauernde, doch sehr starke, der Ebene nach durch die Primärkrümmung des ruhenden Embryos bestimmte Krümmungstendenz bemerkbar.

5. Die während der Aufsaugung des Endosperms sich betätigende Gipfelkrümmung kann durch die negativ geotropische Reaktion des Keimstengels von *Ricinus*, besonders unter Mitwirkung des diffusen Tageslichtes, zum größten Teile unterdrückt werden.

6. Das Licht übt auf die primären Krümmungsvorgänge keinen Einfluß aus; auf die sekundären, während der Aufsaugung des Nährgewebes erfolgenden Krümmungen wirkt es bei den Coniferen und *Galium saccharatum* hemmend. Die rückläufige Bewegung wird in allen Fällen durch das Licht beschleunigt. *Galium saccharatum* erreicht ohne Mitwirkung des Lichtes die Vertikalstellung des Gipfels überhaupt nicht.

7. Der bei Keimung endospermhältiger Samen häufig sichtbare, aus der Erde hervortretende Hypokotylbogen kommt passiv zustande und nur dann, wenn der Same oder die Frucht im Erdboden so fest steckt, daß der aufwärts strebende Hypokotyl sein Kotyledonarende nicht zu befreien vermag; der Zustand dauert so lange, bis die Kotyledonen das umgebende Nährgewebe vollkommen aufgesogen haben.

V. Bemerkungen über den Verlauf der Gipfelkrümmung bei den Epikotylen einiger Leguminosen.

Neben dem Hypokotyl von *Helianthus* war es der Epikotyl von *Phaseolus multiflorus*, der zumeist für die Untersuchungen über das Zustandekommen der bekannten Einkrümmung in der Gipfelzone der betreffenden Organe herangezogen wurde. Aus den letzten Untersuchungen über den Gegenstand von Rimmer[1]) geht hervor,

1) Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen, a. a. O., S. 421.

daß die in Frage kommende Krümmung des Epikotyls eine autonome Erscheinung ist. Was die eventuelle Mitwirkung des Schwerkraftsreizes anbelangt, kann ich auf Grund meiner Versuche den Befund Rimmers bestätigen: es ist im ganzen Verlaufe der Krümmung und der rückläufigen Bewegung keine Reaktion nachweisbar, die sich auf die Einwirkung des Schwerereizes zurückführen ließe. Da die vielen Versuche, die ich mit Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* Willd., *Vicia Faba* L. und *sativa* L. und von *Pisum sativum* L. ausgeführt habe, rücksichtlich der Mitwirkung geotropischer Reaktionen durchwegs negative Resultate ergeben haben, zudem die Krümmungsverhältnisse allgemein bekannt sind, sehe ich von einer Wiedergabe der betreffenden, ziemlich weitläufigen Protokolle ab. Nur auf die Versuchsanordnung sei mit einigen Worten verwiesen.

Der Epikotyl ist bekanntlich schon in ruhendem Zustande, eingeschlossen zwischen den flachen inneren Begrenzungsflächen der Kotyledonen, schwach eingekrümmt; im Maximum entspricht seine Krümmung, die kleinen Primärblätter mitgerechnet, einem Viertel der Kreislinie. Zu Beginn der Keimung ist seine Wachstumsrichtung durch die zusammenschließenden Kotyledonen bestimmt, zudem wirkt die Samenschale, wie Parallelversuche lehren, sehr stark hemmend ein. Zur Feststellung des unbeeinflußt von mechanischen Faktoren vor sich gehenden primären Wachstums war es notwendig, die Samen nach vorausgehender Quellung zu schälen und von den Kotyledonen in der Umgebung des Epikotyls mit aller Vorsicht Stückchen derart wegzuschneiden, daß der Epikotyl sich vollkommen frei bewegen konnte, im übrigen aber die Ernährungsverhältnisse nicht gestört wurden. Mit Recht bemerkt Rimmer[1]) bei kritischer Besprechung der Versuchsanordnung Wortmanns[2]) daß eine Amputation eines oder beider Kotyledonen die Ernährungsverhältnisse des Embryos viel zu stark beeinflusse, um aus dem Verhalten derart behandelter Keimpflanzen auf die Wachstumserscheinungen normal ernährter Keimlinge Rückschlüsse ziehen zu können. Ich brachte nach der geschilderten Vorbehandlung die in Gefäße mit sehr lockerer Erde oberflächlich gepflanzten Embryonen in die verschiedenste relative Lage zur Horizontalen und auf den

1) A. a. O., S. 408—409.

2) Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*.

Klinostaten. Besonders häufig wurde eine Lage gewählt, wonach die Ebene der Primärkrümmung des ruhenden Epikotyls mit der Horizontalen parallel lief, und eine solche, aus welcher bei Vorhandensein einer temporär positiv geotropischen Stimmung das primäre Wachstum zu einer Gegenkrümmung der ursprünglichen Krümmung in gleicher Zone hätte führen müssen. In dieser Stellung wurde durch Auseinanderspreizen der Keimblätter mit einem Holzstäbchen für die Möglichkeit freier Bewegung des Stengels in der Vertikalebene Sorge getragen. Ausschlaggebend waren nur die ersten Beobachtungen. Späterhin erfährt das ganze System teils durch den nach erfolgter Fixierung der Wurzel aufwärts strebenden Hypokotyl, teils durch die Wachstumsvorgänge in den basalen Zonen des Epikotyls verschiedene Drehungen, die eine sichere Beurteilung der Beziehung der Einkrümmungsebene des Gipfels zur Schwerkraftsebene unmöglich machen.

Aus allen Anfangslagen wächst der Epikotyl sofort bei Beginn der Streckung sichtlich in seinen basalen Zonen negativ geotropisch, während der Gipfel mit den kleinen Primärblättern zunächst die ursprüngliche Ruhelage vollkommen bewahrt. Sehr bald darauf wird besonders bei Ausschluß des Lichtes auch in der Gipfelzone Wachstum bemerkbar, das zur Verstärkung der Primärkrümmung führt. Hierbei ist eine Beziehung zur Schwerkraftsrichtung, wenn möglichst viel Objekte vergleichend herangezogen werden — an einzelnen hat es mitunter den Anschein, als wäre eine solche vorhanden —, gewiß ausgeschlossen. Das Urteil festigt sich, wenn die rotierenden Embryonen zum Vergleiche herangezogen werden. Die Bewegungen des Gipfels zu Beginn der Streckung und auch im späteren Entwicklungsverlaufe zeigen gar keinen Unterschied gegenüber den Verhältnissen bei Pflanzen, die dem konstant gleichsinnigen Schwerkraftseinflusse ausgesetzt sind.

Bei den Rotationsversuchen zeigte sich überdies, daß die negativ geotropische primäre Streckungszone des Epikotyls zu Beginn der Keimung kurvipetal ist, in schwächerem Maße bei *Phaseolus multiflorus*, in sehr starkem Grade bei *Vicia Faba* und *sativa* und bei *Pisum sativum*. Hierbei ist eine Ebene, die der Primärkrümmung im ruhenden Samen, bevorzugt und der Richtung nach stellt die Wachstumsbewegung eine Gegenkrümmung jener dar. Auf eine genaue Schilderung dieser mit unserer Frage nicht direkt zusammenhängenden Erscheinung kann ich umsomehr verzichten, als O. Richter bei Versuchen unter anderer Fragestellung zu gleichen Resultaten

gelangt ist, die er vor kurzem mit gelungenen Abbildungen belegt veröffentlicht hat[1]).

Was die Ebene der Gipfeleinkrümmung des Epikotyls von *Phaseolus multiflorus* anbelangt, so hat schon Wortmann darauf aufmerksam gemacht, daß sie im Laufe der Entwicklung nicht konstant bleibt, daß vielmehr die Endknospe eine kreisförmige Bewegung ausführt[2]). Auch Rimmer schließt sich rücksichtlich dieser Frage Wortmann an, will aber unter den *Phaseolus*-Keimlingen zwei Typen unterschieden wissen: solche, deren Gipfel sich nur in einer Ebene krümmen (mit undulierender Nutation nach Wiesner), und solche, deren Gipfel eine drehende Bewegung ausführen (mit revolutiver Nutation nach Wiesner[3]). Ich hatte nach Konstatierung der Tatsache, daß die Gipfeleinkrümmung durch die Angriffsrichtung der Schwerkraft nicht beeinflußbar ist, an der genauen weiteren Verfolgung derselben kein weiteres Interesse, möchte aber bemerken, daß alle zur Verwendung gelangten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* eine konstante Veränderung der Gipfellage zeigten und daß die obersten Teile des Hypokotyls mit den Primärblättern, bei Ermöglichung vollkommen freier Bewegung schon in den ersten Stadien der Streckung, gleich zu Beginn der Krümmungstätigkeit im Gipfel sehr oft eine Krümmungslage erreichten, die der Ebene nach senkrecht auf die Primärkrümmung orientiert war.

Hingegen besteht der von Wortmann gefundene Einfluß der diffusen Lichtwirkung auf den Grad und den zeitlichen Verlauf der Gipfeleinkrümmung trotz der gegenteiligen Behauptung Rimmers[4]) zu Recht. Freilich nicht in dem Sinne, wie Wortmann die Sache aufgefaßt wissen wollte, der aus seinen Versuchen den Schluß zog, daß die Gipfelnutation eine Folge des starken Wachstums der Dunkelpflanzen ist und der krümmungshemmende Einfluß des Lichtes auf der Herabsetzung des Wachstums beruht. Aus meinen Parallelversuchen mit Licht- und Dunkelkeimlingen in normaler Stellung und in Rotation und aus Versuchen mit Dunkelpflanzen gleichen Krümmungsgrades, von welchen eine Anzahl dem Lichte ausgesetzt wurde, ergab sich immer wieder die schon für andere

1) O. Richter, Die horizontale Nutation, a. a. O., S. 14 [1064], S. 18 [1068], S. 19 [1069] und S. 20 [1070].

2) Wortmann, a. a. O., S. 917—920.

3) Rimmer, a. a. O., S. 407.

4) A. a. O., S. 407.

Gipfelbewegungen mitgeteilte Tatsache, daß das Licht die zur Einkrümmung führenden Vorgänge zu hemmen sucht, die rückläufige Reaktion aber beschleunigt. Besonders auffallend war in meinen Versuchen der Lichteinfluß bei Keimlingen von *Vicia Faba*, etwas schwächer bei den anderen Versuchspflanzen. Erfolgte schon die erste Streckung der in geschilderter Weise freipräparierten Epikotyle von *Vicia Faba* unter dem Einflusse des Tageslichtes, so kam es überhaupt zu keiner Verstärkung der Primärkrümmung des ruhenden Organs; es setzten vielmehr sofort Gegenvorgänge ein, die in kurzer Zeit die Geradrichtung des Epikotylgipfels erzielten.

Eine genaue Analysis des photischen Einflusses auf die Gipfeleinkrümmungen der Epikotyle habe ich nicht durchgeführt; sie verspricht in mancher Beziehung interessante Ergebnisse. Darauf deuten die schon einleitend mitgeteilten Versuchsergebnisse O. Richters mit gelbem und blauem Lichte in ihrer Wirkung auf die Gipfelnutation der Keimstengel von *Vicia villosa* hin.

VI. Die Krümmung des Keimblattes der Monokotylen.

Über das Zustandekommen der knieförmigen Krümmung und über die Vorgänge der Ausgleichung dieser Krümmung im Keimblatte von *Allium*-Arten, von *Hyacinthus*, *Galtonia*, *Bowiea* und *Agave* liegen ausführliche Untersuchungen von Neubert vor. Darnach ist die Einkrümmung in ihrer Anlage autonom, ihre weitere Ausgestaltung wird aber durch den negativen Geotropismus, welcher die Krümmungsebene bestimmt, und durch die Beschaffenheit des Substrats beeinflußt[1]). Ein ähnliches Knie im Keimblatt wie die *Allium*-Arten, gleichfalls mit einer Gewebeprotuberanz auf seinem Gipfel, bildet der Keimling von *Yucca angustifolia*, für dessen Kotyledo Schütze zu Beginn der Keimung positiven Geotropismus festgestellt hat[2]). Das gleiche hat übrigens schon Sachs über das Keimblatt von *Allium* ausgesagt[3]). Nach Sachs ist die primäre knieförmige Einkrümmung des Organs eine

1) Neubert, Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*, a. a. O., S. 144.

2) Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons, a. a. O., S. 398.

3) Sachs, Zur Keimungsgeschichte von *Allium cepa*. Gesamm. Abhandl. über Pflanzenphysiologie, I, S. 646.

positiv geotropische Reaktion. Zu der angeführten gegenteiligen Ansicht gelangte Neubert auf Grund von Versuchen auf dem Klinostaten und von Versuchen mit invers gestellten Keimlingen. Neuberts Versuchsergebnisse sind, wie ich bestätigen kann, vollkommen einwandfrei, doch ist seine Deduktion nicht ganz zutreffend. Freilich tritt die Krümmungserscheinung auch unter Ausschluß des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerkraftsreizes und bei inverser Stellung sogar gegen die Schwerkraft auf, doch vergaß Neubert die Tatsache mit zu berücksichtigen, daß die auch bei rotierenden Pflanzen auftretende Krümmung dann, wenn Samen unter normalen Bedingungen keimen, aus jeder beliebigen Ausgangslage in einer Ebene und Richtung erfolgt, wie sie dem positiven Geotropismus entspricht. Es ergeben sich für die ersten Stadien der Keimung von *Allium* beiläufig dieselben Verhältnisse, wie sie bei *Scabiosa* im Vorhergehenden (vergl. S. 573) festgestellt wurden. Auch der Hypokotyl von *Scabiosa* führt auf dem Klinostaten eine scharfe Krümmung aus, zudem in konstanter Ebene und doch ist sie während der positiv geotropischen Stimmungsperiode durch die Schwerkraft beeinflußbar. Was die Krümmungsbewegung invers gestellter Keimpflanzen anbelangt, die übrigens bei *Allium* keinen sehr starken Grad der Einkrümmung erzielt, so erinnern wir uns, daß diese inneren Bewegungsursachen entspringende Reaktion unter gleicher Voraussetzung auch bei *Scabiosa* eintritt, wo es dem zurzeit noch vorhandenen positiven Geotropismus allerdings gelingt, den Hypokotyl in die Schwerkraftsrichtung zurückzuführen. Wenn dies bei *Allium* nicht mehr erfolgt, so liegt der Grund in dem raschen Verschwinden der positiv geotropischen Stimmung, zudem in der von Neubert konstatierten Tatsache, daß die Einkrümmungszone nach erfolgter Bewegung nicht mehr wächst und das Wachstum erst im späteren Verlaufe der Entwicklung des Keimlings an gleicher Stelle wieder aufgenommen wird[1]).

Tatsächlich liegt demnach in der Krümmung des Kotyledo von *Allium* und anderen Monokotylen eine autonome, erblich fixierten, inneren Ursachen entspringende Erscheinung vor, die jedoch nicht nur in ihrer weiteren Ausgestaltung durch den negativen Geotropismus des Kotyledo, sondern schon in ihrer Anlage durch den primären, kurz andauernden positiven Geotropismus des Organs beeinflußbar ist. Ganz ähnliche Verhältnisse traf ich rücksichtlich

1) Neubert, a. a. O., S. 135.

der Krümmung des Keimblattes der Commelinacee *Tinantia fugax* Scheidw. Wenn wir uns statt des zur Knospe führenden Schenkels des Kotyledonarknies von *Allium* einen Hypokotyl und statt der Gipfelprotuberanz des *Allium*-Keimblattes die von einer kurzen Kotyledonarscheide umschlossene Terminalknospe denken, so ergibt sich ein beiläufiges Bild des *Tinantia*-Keimlings (Fig. 26 *A* ist ein vorgeschrittenes Stadium; das erste Blatt hat die Scheide des Kotyledo durchbrochen). Die Einkrümmung des Keimblattes liegt knapp neben dem Übergang in die Scheide und wird nicht mehr durch eine rückläufige Bewegung ausgeglichen. Wenn wir von der bei *Allium* nach Aufhebung der Hemmung am Samenende und Sistierung der Nahrungszufuhr selbstregulatorisch[1]) einsetzenden Aufrichtungsbewegung absehen, so können wir sagen, daß Hypokotyl und Kotyledo von *Tinantia* sich im großen und ganzen rücksichtlich ihres Wachstums so verhalten wie die beiden Kotyledonarschenkel von *Allium*. Im folgenden seien die mit *Tinantia* durchgeführten Versuche kurz besprochen.

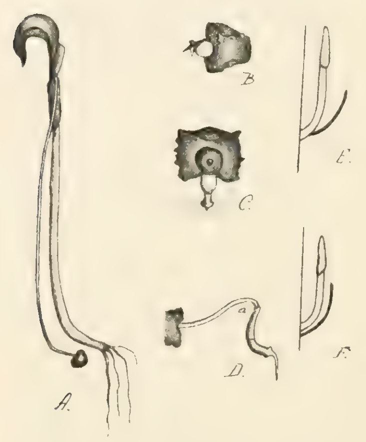


Fig. 26.
Tinantia fugax. *A* aus horizontal gelegtem Topfe im Tageslichte erwachsener Keiml. *B*, *C* keimende Samen. *D* Keiml., dem erst 48 Stunden nach Keimungsbeginn am Wurzelende ein Rückhalt geboten wurde. *E*, *F* Keiml., 24 Std., nachdem das Tongeschirr horizontal gelegt und der Kotyledo von seiner Scheide getrennt worden war.

Fig. 26 *B* und *C* zeigt zwei Stadien der Keimung in feuchtem Raume. Wir bemerken, wie sich aus dem Samen nach Abhebung des Deckels zunächst ein weißes Knöllchen — wesentlich die von der Kotyledonarscheide umschlossene Stammknospe — herausschiebt. Bald darauf wird an dem Knöllchen der Hypokotyl und die mit langen Wurzelhaaren versehene, kurze, wulstförmig verdickte Primärwurzel erkennbar. Der nachrückende Kotyledo führt nunmehr die Stammknospe aus jeder Ausgangslage des Samens durch positiv geotropische Krümmung nach abwärts (Fig. 26 *C*). Kaum hat sich das Würzelchen im Substrate festgemacht, so beginnt der Hypokotyl, und zwar sofort negativ geotropisch zu wachsen und

1) Vgl. Neubert, a. a. O., S. 135.

das Keimblatt wächst in gleicher Richtung und gleichem Tempo mit, wobei sich seine primäre Einkrümmung, die knapp neben der Scheide gelegen ist, selbstverständlich verstärken muß. All das geht innerhalb längstens 24 Stunden nach Keimungsbeginn vor sich.

Sorgt man dafür, daß das Wurzelende des Hypokotyls nicht gleich nach der Keimung aus fixiertem Samen an einem feuchten Substrate Rückhalt gewinnt, so streckt sich der Kotyledo unter Bewahrung seiner primären positiv geotropischen Einkrümmung (Fig. 26 *D* bei *a*) viel stärker als der Hypokotyl, wobei sich in der nach aufwärts gerichteten Tendenz der basalen (morphologisch apikalen) wachsenden Zonen die geotropische Umstimmung verrät. Zu einer vollkommenen Aufrichtung kann es das ungemein zarte Organ unter der hemmenden Last der übrigen Teile des Keimlings allerdings nicht bringen. Im Hypokotyl selbst ist die negativ geotropische Aufkrümmung ganz deutlich bemerkbar. Wird dem Wurzelende zu diesem Zeitpunkte ein feuchtes Substrat geboten, dann beginnt der Hypokotyl sofort mit seiner normalen Streckung.

Über das nach erfolgter geotropischer Umstimmung tätige Wachstum des Kotyledo gibt auch der folgende Versuch Aufschluß.

An Keimlingen von *Tinantia* wurde nach Erreichung von 1 cm Hypokotyllänge das Keimblatt möglichst knapp an der Übergangsstelle zur Scheide durchschnitten und die Gefäße mit den Keimlingen gleich darauf horizontal gelegt. Aus Fig. 26 *E* und *F* ist das Ergebnis 24 Stunden nach der Umlegung der Gefäße dargestellt. Hypokotyl und Kotyledo haben sich unabhängig voneinander geotropisch aufgekrümmt[1]). In der Folge bleibt bei derart behandelten Pflanzen der Kotyledo gegenüber dem Hypokotyl im Wachstum stark zurück, überdies wird die Unterbindung des Nahrungszuflusses aus dem Samen im Wachstum des Hypokotyls deutlich bemerkbar, wenn man die verletzten Keimpflanzen mit gleichaltrigen unverletzten vergleicht.

Das Verhalten der Keimpflanzen bei Keimung in feuchtem Raume auf dem Klinostaten zeigt Fig. 28, wobei in *A* aufeinanderfolgende Stadien bei Rotation im Lichte, in *B* bei Rotation im Dunkeln wiedergegeben sind. Ich muß jedoch gleich bemerken, daß die Lichtwirkung auf den Grad des autonomen Krümmungs-

1) Ganz dasselbe Resultat erzielte Neubert nach Trennung der beiden Kotyledonenschenkel von *Allium*; hingegen gelang der Versuch nicht bei *Hyacinthus* und *Galtonia*; a. a. O., S. 136.

vorganges im oberen (morphologisch im basalen) Teile des Kotyledo keinen Einfluß hat. Die bei *B* sichtbare schwache Krümmung trat in gleicher Weise bei Keimlingen im Lichte auf und ebenso verhält es sich bezüglich der starken Krümmung des gezeichneten Lichtkeimlings bei Dunkelpflanzen. Um die Zahl der Abbildungen nicht unnötigerweise zu vermehren, wählte ich nur je einen Fall aus den Versuchen im Lichte und aus den Versuchen im Dunkeln. Worauf es bei diesen Versuchen ankommt, ist ohne weiteres zu sehen: auch bei Ausschluß des konstant gleichsinnigen Schwerereizes krümmt sich der Kotyledo bald stärker bald schwächer, bald gleich zu Beginn der Keimung, bald später und dann in der an die Scheide grenzenden Zone ein. Führt er hierbei das Wurzelende des Hypokotyls auf ein feuchtes Substrat, so erfolgt das fernere Wachstum nicht viel anders als in normaler Stellung (Fig. 27 *A*); andernfalls streckt sich der Kotyledo, wie schon bei Besprechung der Versuche im fixen feuchten Raume bemerkt wurde, stärker als der Hypokotyl und erst nach ermöglichter Wasserversorgung der Wurzel beschleunigt dieser sein Wachstum (Fig. 27 *B*). Das Wurzelende des Keimlings *B* hatte erst nach mehrtägigen vergeblichen Krümmungen in den wachsenden Zonen des Kotyledo und im Hypokotyle die Gefäßwand erreicht; hier konnten dann die kräftig entwickelten Nebenwurzeln zeitweise in das mitrotierende Wasser tauchen.

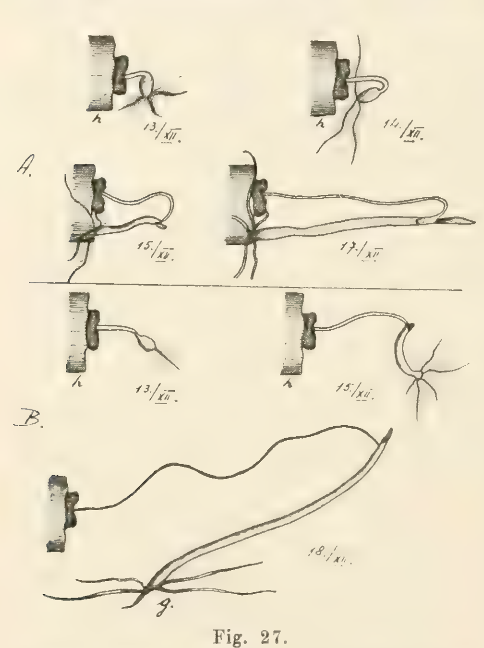


Fig. 27.
Tinantia fugax. Keimung und Entwicklung des Keimlings auf dem Klinostaten, *A* im Tageslichte, *B* im Dunkeln. *h* Hollundermark, *g* Gefäßwand.

Wie die Kniebildung am Kotyledo von *Allium* ist auch die Einkrümmung des Kotyledo von *Tinantia* in der an die Scheide grenzenden Zone auf innere, erblich fixierte Ursachen zurückzuführen; doch ist wie bei jenem der Kotyledo für ganz

kurze Zeit zu Beginn der Keimung auch positiv geotropisch und daher die Krümmung durch die Schwerkraftsrichtung in ihrer Ebene beeinflußbar. Die folgende Verstärkung erfolgt bei Wachstum unter normalen Bedingungen durch das gleichlaufende, negativ geotropische Wachstum von Hypokotyl und Kotyledo.

Im späteren Verlaufe der Entwicklung ist bei Dunkelkeimlingen allerdings das Hypokotylwachstum lebhafter als das Wachstum des Keimblattes, wodurch Spannungserscheinungen herbeigeführt werden; zudem treten bei diesen Keimlingen, deren Primärblatt niemals zur Entfaltung gelangt, besonders bei Rotation außerordentlich starke Zirkumnutationen auf.

Ganz ähnlich sind die Wachstumsbewegungen zu Beginn der Keimung bei dem in der Folge sehr bald sein Wachstum einstellenden und daher kurz verbleibenden Keimblatte von *Bulbine annua* und von *Commelina coelestis.*

Schließlich ergab sich die Frage, wie sich der während des ganzen Wachstums positiv geotropisch reagierende Kotyledo von *Phoenix dactylifera* L. verhält, wenn die Keimung der Samen auf dem Klinostaten erfolgt. Zu diesem Zwecke wurden durch einige Tage gequollene Datteln zunächst mit der Keimstelle nach unten in feuchtem Sägemehl im Wärmezimmer angekeimt. Als sich nach 10 bis 12 Tagen der weiße Embryo an der Oberfläche des Samens zeigte, kamen die Datteln, in durchlöcherten Korken befestigt, zum Teil in feuchte Zylinder und gleich darauf auf die zwei Klinostaten, zum Teil in fixe feuchte Kammern. Das Ergebnis dieser Versuche ist aus Fig. 28 *a* (rotierender Same) und *b* (Same in fixer Lage) zu ersehen. Der Kotyledo von *Phoenix* ist in hohem Maße kurvipetal und führt, wenn die Möglichkeit geotropischer Reaktion ausgeschaltet ist, kontinuierlich eine gleichsinnig drehende Bewegung aus. Diese ist im Dunkeln viel stärker als bei Rotation im Lichte. Mit Rücksicht auf die Versuchsergebnisse bei *Helianthus*, dessen Hypokotyl sich zu Beginn der Keimung kurvipetal erwies, der aber, nachdem die erste Streckung unter dem Einflusse der Schwerkraft

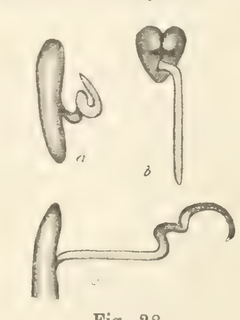


Fig. 28.
Phoenix dactylifera. *a* auf dem Klinostaten im Dunkeln keimende Dattel, 8 Tage nach Keimungsbeginn; *b* gleichaltriger Keiml., in normaler Stellung wachsend; *c* ein solcher nach achttägiger Rotation auf dem Klinostaten.

erfolgt war, bei darauffolgender Rotation umso schwächere autonome Krümmungen ausführte, je länger das positiv geotropische Wachstum angedauert hatte (vergl. Versuch 6, Seite 527), untersuchte ich, ob sich auch am Kotyledo von *Phoenix* eine derartige Abhängigkeit vom primären positiv geotropischen Wachstum feststellen lasse. Mit negativem Resultat. Kaum war der Keimling dem konstanten Einflusse der Schwerkraft entzogen, machte sich in der wachsenden terminalen (morphologisch basalen) Zone eine Abweichung von der geraden Richtung bemerkbar, die sich in der Folge verstärkte, und schließlich war das gleiche Verhalten zu sehen, wie bei jenen Keimlingen, deren Streckung von allem Anfange an bei Ausschluß des konstant gleichsinnig wirkenden Schwerereizes erfolgt war (vgl. Fig. 28 *c*). Der Kotyledo von *Phoenix* ist, solange er wächst, niemals rektipetal[1]); sein bekanntes ideal geradliniges Wachstum wird nur unter dem Einflusse der Schwerkraft erreicht. Auch in dieser Beziehung entspricht das Organ neben vielem anderen[2]) der Wurzel, deren autotrope Bewegungen die analytischen Untersuchungen über den geotropischen Vorgang bekanntermaßen außerordentlich erschweren.

VII. Die phototropische Reaktionsfähigkeit des Hypokotyls in seinen positiv geotropischen Zonen.

A. Versuche mit *Helianthus, Sinapis. Ipomoea* und *Cucurbita.*

Bei meinen Versuchen mit *Helianthus*-Keimlingen war mir aufgefallen, daß eine bald größere, bald kleinere Anzahl von Pflanzen, die im Lichte in normaler Stellung wuchsen, ihren Gipfel stets so eingekrümmt hatte, wie es einer negativ phototropischen Reaktion entspricht. Ich hielt die Erscheinung zunächst für zufällig und dadurch hervorgerufen, daß bei der Überpflanzung der zwei Tage alten Keimlinge aus dem Sägemehl in die Gefäße mit Erde eine exakte Normalstellung nicht erzielt wurde, vielmehr eine der konstanten Beobachtungslage des Experimentators entsprechende gleichmäßige Schiefstellung erfolgte, durch welche die Krümmungsrichtung

1) Von Sprossen, die unter normalen Bedingungen geradlinig wachsen und auf dem Klinostaten bedeutende, allerdings unregelmäßige Bewegungen machen, ist durch die Untersuchungen des Grafen Luxburg (Unteruchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 423) der Sproß von *Hippuris* bekannt geworden.

2) Vgl. Schütze, a. a. O., S. 421.

des zu diesem Zeitpunkte bekanntlich noch positiv geotropischen Gipfels von Anfang an gegeben ist. Als sich aber zeigte, daß die Gesetzmäßigkeit in der Gipfeleinkrümmung besonders in solchen Gefäßen auftrat, die nahe der Rückwand des Versuchsraumes standen, schien mir die Möglichkeit der Mitbeteiligung einer phototropischen Reaktion nicht ausgeschlossen. Es galt nunmehr festzustellen, ob der Hypokotyl schon während seines primären, positiv geotropischen Wachstums phototropisch zu reagieren vermag.

Zu diesem Zwecke gelangten ruhende Embryonen nach kurzer Vorquellung der Früchte in feuchte Zylinder, wie sie einleitend auf Seite 516 schon beschrieben wurden, in welchen bei Ausschaltung der geotropischen Reaktion auf dem Klinostaten eine einseitige Belichtung vorerst durch Tageslicht ermöglicht ward. Bei den ersten Versuchen begann die Rotation um 7 h abends. Schon am nächsten Morgen waren starke Einkrümmungen von Hypokotyl und Wurzel nach verschiedenen Richtungen bemerkbar, die sich im Verlaufe des Tages nicht änderten und auch am folgenden Tage konnte kein Verhalten festgestellt werden, das eine andere Deutung zuließe als das Verhalten der Keimlinge in Versuch 6 (Seite 526), die unter allseitiger Belichtung auf dem Klinostaten rotierten. Da die erste Streckung der Embryonen bei diesen Versuchen während der Nacht erfolgt war, konnte die Möglichkeit bestehen, eine phototropische Reaktion dadurch zu erzielen, daß man gleich das erste Wachstum unter dem Einflusse einseitiger Belichtung vor sich gehen läßt. Ich verschob die Vorbehandlung der Früchte gegenüber den ersten Versuchen um beiläufig 18 Stunden, so daß die Rotation um 9 h vorm. beginnen, mithin die erste Streckung unter den günstigen Lichtverhältnissen der Vormittags- und Mittagsstunden erfolgen konnte. Am Abend desselben Tages waren die Hypokotyle deutlich gestreckt, die noch sehr schwachen Krümmungen zeigten indes neuerdings gar keine Beziehung zum Lichteinfall. Am Morgen des nächsten Tages war der Krümmungszustand der ersten Versuche erreicht. Noch eine Möglichkeit stand offen. Es war ja denkbar, daß phototropische Vorgänge während der ersten Streckung induziert werden, die dem relativ langsamen primären Wachstumstempo entsprechend erst in der Nacht eine schwache Reaktion hervorrufen, eine Krümmung, die aber durch Autotropismus während der durch lebhafteres Wachstum ausgezeichneten Nachtperiode bis zur nächsten Beobachtung völlig zum Verschwinden gebracht wird. Bezüglich der positiv heliotropischen Krümmungen im Hypokotyle verhielt

es sich bei Pflanzen, die in normaler Stellung wuchsen, in der Tat so. In nahe der Rückwand des Raumes stehenden Gefäßen war am späten Nachmittage regelmäßig eine positiv phototropische Reaktion in der Hauptstreckungszone der Keimstengel zu beobachten, die sich indes über Nacht, allerdings unter Mitwirkung des negativen Geotropismus, nicht selten völlig ausgeglichen hatte. Ich griff daher zu Versuchen mit konstanter einseitiger Belichtung. Über die Lichtquelle und Beleuchtungsstärke wurde schon anläßlich der Besprechung der Versuchsmethodik das Nötige mitgeteilt. Die Rotation und Belichtung der gequollenen ruhenden Embryonen begann um 11 h vorm. Schon am Nachmittage war Streckung bemerkbar; die schwachen Wachstumskrümmungen des Hypokotyls wieder in keiner Beziehung zur Lichtquelle. Am nächsten Tage hatten alle Keimlinge stark eingekrümmte Hypokotyle ohne jede Gesetzmäßigkeit. Nach zwei Tagen krümmten sich die Keimstengel, sofern sie nicht durch die primäre autonome Krümmung in ungünstige Stellungen gebracht worden waren, in der nunmehr bekanntlich negativ geotropischen Hauptstreckungszone gegen die Lichtquelle hin. Wurde durch diesen mehrmals mit gleichem Resultate durchgeführten Versuch auch keine phototropische Reaktion der positiv geotropisch gestimmten Zone des Hypokotyls erzielt, so zeigte er mir doch, daß die verwendete Lichtstärke den Keimling nicht schädigt und positiv phototropische Reaktionen in vollkommen einwandfreier Weise auszulösen imstande ist. Das war für die weitere Verfolgung der Frage wichtig. Soviel stand auf Grund der bisherigen Versuche fest: Einseitige Belichtung vermag selbst bei kontinuierlicher Einwirkung in einer Stärke, die eine einwandfreie positiv phototropische Reaktion der negativ geotropisch gestimmten Teile des Hypokotyls hervorruft, die zu Beginn der Keimung vorhandene starke autonome Krümmungstendenz nicht zu unterdrücken. Immer noch stand aber die Frage offen, ob nicht trotz des Ausbleibens der Reaktion bei den Versuchen doch im Verlaufe des ersten Wachstums eine phototropische Induktion stattfindet, die bei entsprechender Verhinderung des autonomen Krümmungswachstums auch durch eine Reaktion offenbar würde. Bekanntlich unterdrückt das positiv geotropische Wachstum die primäre autotropische Tendenz so vollkommen, daß unter normalen Bedingungen keimende Embryonen auch nicht die kleinste Abweichung von der Vertikalen zeigen. Mit Rücksicht auf die geotropische Umstimmung der basalen Teile des Keimstengels, nach

welcher das Organ in zwei verschieden reagierende Teile zerfällt, die bei Einführung eines neuen Faktors eine sichere Beurteilung der Bewegungen des an den Kotyledonen befestigten Systems sehr erschweren, wurden die ersten phototropischen Versuche bei verhinderter, geotropischer Reaktionsmöglichkeit ausgeführt. Das bekannte Ergebnis der Versuche zwang mich aber doch, die Bewegungsvorgänge des Hypokotyls bei einseitiger konstanter Belichtung unter gleichzeitiger geotropischer Reaktionsmöglichkeit zu prüfen.

Versuch 35.

Durch 24 Stunden gequollene Früchte wurden entschält und die Embryonen wurzelrecht an den Keimblättern mit Nadeln in feuchten, innen an der Rückwand und den Seitenwänden geschwärzten Küvetten auf Kork befestigt. Hierbei kam teils die Flach-

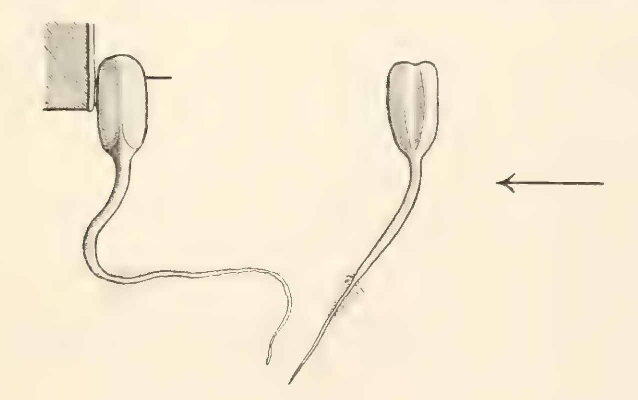


Fig. 29.
In feuchter Küvette einseitig kontinuierlich beleuchtete Keimlinge von *Helianthus annuus*, 24 Stunden nach Beginn der Streckung.

seite, teils die Schmalseite der Kotyledonen gegen die Lichtquelle zu liegen. Beginn der Belichtung am 26. II., 11^{30} h vorm.

27. II. Alle Keimlinge gestreckt; Hypokotyl 0,6 cm lang, bei der Mehrzahl ganz deutlich ein ganz scharfes Wegkrümmen vom Lichte bemerkbar.

28. II. Die negativ phototropische Reaktion ist überall eingetreten; die Ablenkungswinkel betragen 30°, 45° und sogar 60° von der Vertikalen. Hypokotyl 1,5—1,8 cm lang, an der Basis beginnt bei den längeren Keimlingen die negativ geotropische Aufkrümmung, die stets gegen die Lichtquelle hin gerichtet ist. Den Stand der Versuchspflanzen gibt Fig. 29 wieder.

Der mehrmals wiederholte Versuch zeigt, daß der Hypokotyl von *Helianthus*, dessen erste autonome Krümmungstendenz durch die geotropische Reaktion völlig unterdrückt wird, in der Tat

während seines positiv geotropischen Wachstums phototropisch zu reagieren vermag und zwar bei einer Beleuchtungsstärke, die in den negativ geotropisch gestimmten Zonen positiven Phototropismus induziert, negativ phototropisch.

Die nächste Frage war nun die, ob zur Erzielung der phototropischen Reaktion eine konstante Belichtung unumgänglich notwendig oder, ob die temporäre Einwirkung einseitiger Belichtung, wie sie durch das für die Verhältnisse in freier Natur maßgebende Tageslicht erfolgt, auch genügt, um nach der nächtlichen Streckung die erfolgte phototropische Induktion an der Reaktion zu erkennen. Der folgende Versuch beantwortet die Frage in positivem Sinne.

Versuch 36.

Wie für den vorhergehenden Versuch vorbereitete Embryonen gelangten in entsprechenden Küvetten am 2. III. um 12^{30} h nachm. ans Tageslicht.

3. III. 9 h vorm. Hypokotyl durchwegs bis zu einer Länge von 5 mm gestreckt, streng in der Schwerkraftsrichtung.

7 h nachm. Bei sämtlichen Keimlingen ist eine Abkrümmung vom Lichte bemerkbar.

4. III. 9 h vorm. Hypokotyle 8—12 mm lang, teils *s*-förmig, teils nur vom Lichte weggekrümmt.

Die Wurzeln beginnen, wie bei feuchter Kultur im Tageslichte immer, zu kränkeln.

Die Nachtperiode hat die negativ heliotropische Krümmung nicht ausgeglichen, die Ablenkungen sind aber nicht so stark wie bei kontinuierlicher Belichtung.

Mit Rücksicht darauf, daß das Wachstum des Hypokotyls bei den vorhergehenden Versuchen in einem relativ kleinen, abgeschlossenen Luftvolumen erfolgte, bestand die Möglichkeit, daß bei künstlicher kontinuierlicher Belichtung Einflüsse thermischer Natur an der Abkrümmung vom Lichte mitbeteiligt seien. Man könnte daran denken, daß die dem Lichte zugekehrte Seite des Keimstengels stärker erwärmt wird als die abgekehrte und infolgedessen in rascherem Tempo wächst; zudem ist innerhalb der Atmosphäre ein tropistisch wirksames Temperaturgefälle nicht ausgeschlossen. Zur Ausschaltung der möglichen, wenn auch nicht sehr wahrscheinlichen Mitwirkung des thermischen Faktors ließ ich die Hypokotyle gleich von allem Anfange an in Wasser wachsen.

Versuch 37.

Die in bekannter Weise vorbereiteten Embryonen wurden in den Küvetten derart befestigt, daß Hypokotyl und Würzelchen in Wasser tauchten, das gesamte Wachstum

der Organe demnach im gleichmäßig temperierten Wasser erfolgen mußte. Beginn der Belichtung 4. III. 4 h nachm.

5. III. Trotz des geringeren Wachstums gegenüber den Kontrollkeimlingen in Luft deutliche negativ phototropische Reaktion.

6. III. Ablenkungswinkel von der Vertikalen durchschnittlich 45°, bei einzelnen Keimlingen Beginn der basalen Aufkrümmung. Länge des Hypokotyls 1,2 bis 1,6 cm gegenüber 2 cm in Luft, Länge der Wurzel 1,5 cm gegenüber 4 cm in Luft.

Das Ergebnis des Versuches zeigt, daß die zur Beobachtung gelangende Wegkrümmung vom Lichte zweifellos eine negativ phototropische Reaktion ist.

Wir erinnern uns, daß nach den Ergebnissen von Versuch 6 (S. 527) die bei Rotation auf dem Klinostaten in der ersten Streckungsperiode des Hypokotyls zutage tretende autonome Krümmung um so schwächer ausfällt, je länger zuvor das Wachstum unter konstanter Einwirkung des Schwerereizes erfolgt ist. Schon

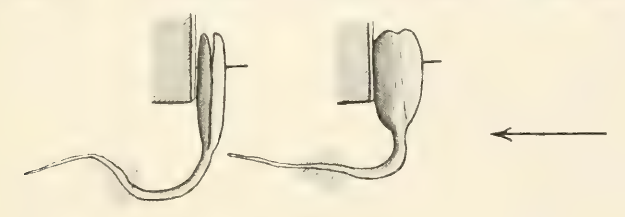


Fig. 30.
Um die horizontale Klinostatenachse rotierende und einseitig beleuchtete Keimlinge von *Helianthus annuus*, 16 Stunden nach Versuchsbeginn.

eine positiv geotropische Streckung, die das Wurzelende bis an die äußere Oberfläche der Fruchtschale geführt hat, genügt, um bei darauf folgender Rotation eine bedeutende Schwächung der Krümmungsfähigkeit zu erzielen. Auf Grund dieser Erfahrung wiederholte ich die Versuche unter einseitiger Belichtung und Ausschluß geotropischer Reaktionsmöglichlichkeit mit Embryonen, die während der Quellung in feuchtem Sägemehl ihr Hypokotyl bis zu einem Millimeter Länge gestreckt hatten. Hierdurch sollte es gelingen, die phototropische Reaktion möglichst rein zum Ausdruck zu bringen.

Versuch 38.

Beginn der Rotation unter konstanter einseitiger Belichtung am 5. III. 4 h nachm.

6. III. Bei allen Keimlingen, gleichviel, ob das Licht die Flanke oder eine Fläche der Kotyledonen trifft, exakte negativ phototropische Reaktion: der Hypokotyl wächst nach Ausführung einer Abkrümmung von 90° in der Strahlenrichtung fort (Fig. 30).

7. III. Zu der negativen Reaktion der primären Streckungszone ist in den basalen Partien die positive hinzugetreten, wodurch *s*-förmige Krümmungen erzielt werden.

Nach Überwindung der primären autonomen Krümmungstendenz durch die positiv geotropische Reaktion tritt, wie wir sehen, bei fernerem Wachstum auf dem Klinostaten und kontinuierlicher einseitiger Belichtung eine exakte negativ phototropische Reaktion ein, zu der sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung bei konstanter Lichtstärke der geotropischen Umstimmung entsprechend in den basalen Zonen eine positiv phototropische Reaktion gesellt. Wie unter dem Einflusse der Schwerkraft der Hypokotyl 48 Stunden nach Keimungsbeginn zu einer *s*-förmigen Krümmung veranlaßt wird, so auch unter dem Einflusse des einseitig wirkenden Lichtes. Nicht beantworten läßt sich allerdings die Frage, ob der Hypokotyl gleich zu Beginn der Keimung phototropisch empfindlich ist oder nicht. Denn das totale Ausbleiben der phototropischen Reaktion bei Keimung auf dem Klinostaten unter einseitiger Belichtung und das Auftreten der regellosen starken autonomen Krümmungen unter diesen Bedingungen läßt sich sowohl damit begründen, daß dem Organ zu Beginn des Wachstums die phototropische Erregbarkeit überhaupt abgeht, als auch damit, daß die phototropische Reizkette so langsam verläuft, daß die entsprechenden Glieder zur Überwindung der nun einmal vorhandenen autonomen Krümmungstendenz nicht rechtzeitig eingreifen. Ebenso läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob die Beeinflussung der auf dem Klinostaten im Dunkeln auftretenden Krümmungserscheinungen durch das kurz andauernde, primäre, positiv geotropische Wachtum als eine Nachwirkung des Schwerereizes aufzufassen ist oder nicht. Es könnte auch sein, daß zu diesem Zeitpunkte das autonome Krümmungsbestreben vollkommen selbstregulatorisch gemäßigt wird, um schließlich fast völlig zu erlöschen. Der weitere Krümmungsverlauf im Hypokotyle von Embryonen, die rotierend gekeimt haben (Versuch 6, S. 526) macht meines Erachtens letzteres wahrscheinlicher. Wie dem auch sei, die Schwerkraft kann die zu Beginn der Keimung vorhandene Krümmungstendenz durch die geotropische Reaktion völlig unterdrücken, das Licht als tropistisch wirkendes Agens vermag das nicht. Erst nachdem die erste Streckung unter dem Einflusse der Schwerkraft erfolgt ist und selbst dann, wenn es sich hierbei nur um eine ganz minimale Streckung handelt, wirkt auch das Licht wachstumsrichtend.

Es mußte nun noch festgestellt werden, ob sich die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit im Hypokotylgipfel auch nach erfolgter geotropischer Umstimmung in der Basis des Organs erhält. Zugleich sollten die folgenden Versuche zeigen, ob die nachgewiesene negativ phototropische Reaktion des Hypokotyls sich auch dann nachweisen läßt, wenn die Pflanzen in Erde wurzeln.

Versuch 39.

Helianthus-Früchte, wurzelrecht gepflanzt, in Sägemehl angekeimt und hier im Dunkeln solange belassen, bis die Wurzel eine zu genügender Befestigung der Keimlinge in Erde geeignete Länge erreicht hatte. Keimlinge verschiedener Länge mit ganz geradem Hypokotyl wurden hierauf in je einer Reihe in Gefäße mit Erde verpflanzt. Aufstellung normal. Beginn der Belichtung 7. III. 11 h vorm. Abends keine Veränderung.

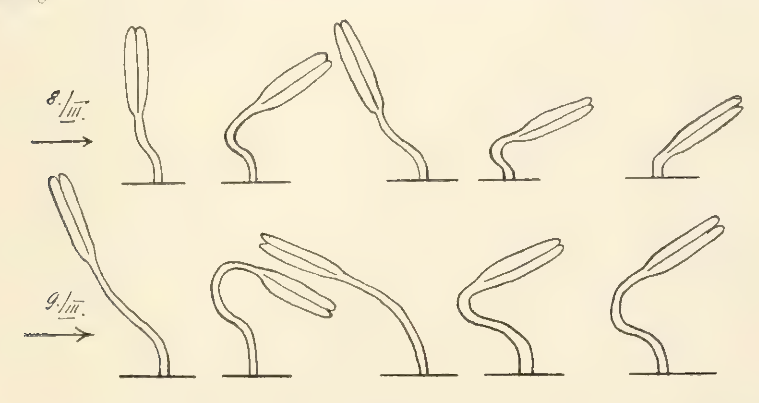


Fig. 31.
Wirkung einseitiger kontinuierlicher Belichtung auf Keimlinge von *Helianthus*, die in Erde wurzeln, unter gleichzeitiger normaler Schwerkraftswirkung.

8. III. Die Krümmungstypen sind in Fig. 31 dargestellt. Bei den kürzesten Keimlingen nur negativ phototropische Reaktion, bei den Keimlingen mittlerer Länge Überwiegen der negativ phototropischen Reaktion, bei den langen Keimlingen eben noch merkliche negativ phototropische Reaktion.

9. III. Die entsprechenden Veränderungen sind wieder in Fig. 31 dargestellt. Beachtenswert ist die Verstärkung der Gipfeleinkrümmung, an der allerdings der positive Geotropismus mitbeteiligt ist. Die älteren (längeren) Keimlinge haben einen aufgerichteten Gipfel.

10. III. Bei allen Keimlingen beginnt der Gipfel sich aufzurichten. Alle sind positiv phototropisch gekrümmt.

Schließlich wurde derselbe Versuch derart variiert, daß die Keimpflanzen zur Ausschaltung der geotropischen Reaktionen nach erfolgter Überpflanzung in Erde sofort auf den Klinostaten kamen, wo sie unter kontinuierlich einseitiger Belichtung rotierten.

Versuch 40.

Beginn der Rotation und Belichtung 9. III. 11 h vorm. Nachmittags und abends keine Reaktion[1]).

10. III. 10 h vorm. Ein Keimling schwach negativ phototropisch, ein Keimling an der Basis schwach positiv phototropisch gekrümmt.
1 h nachm. Beginn einer deutlichen *s*-förmigen Krümmung bei allen Keiml.
5 h nachm. Hauptkrümmungstypen in Fig. 32.

11. III. 9 h vorm. Die Veränderungen sind in Fig. 32 ersichtlich; bei den älteren Keimlingen wird die negativ phototropische Krümmung rückläufig.

12. III. Die Gipfelkrümmung geht bei allen Keimlingen zurück.

Aus den geschilderten Versuchen ergibt sich die interessante Tatsache, daß in auffallender Übereinstimmung mit dem geotropischen Verhalten auch rücksichtlich des Phototropismus im Verlaufe der Keimlingsentwicklung von *Helianthus* eine Zeit existiert,

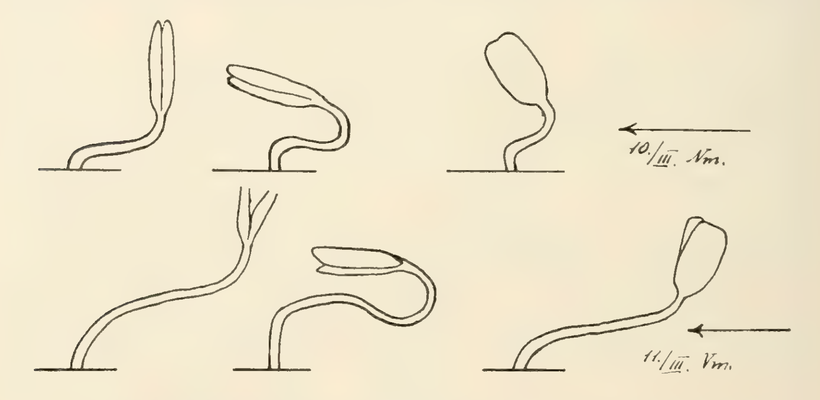


Fig. 32.
Wirkung kontinuierlicher einseitiger Belichtung auf Keimlinge von *Helianthus*, die in Erde wurzeln und auf dem Klinostaten rotieren.

während welcher bei gleichbleibenden Außenbedingungen die basale (negativ geotropisch gestimmte) Zone positiv, die apikale (positiv geotropisch gestimmte) Zone negativ reagiert. Und ebenso wie die positiv geotropische Stimmung nach Ablauf von beiläufig 4 Tagen nach Keimungsbeginn allmählich erlischt, schwindet auch die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit in den betreffenden Zonen des Keimstengels vollkommen. Anisotropien von ganzen Organen sind auch rücksichtlich des tropistischen Lichtreizes be-

1) Der Hypokotyl hat zur Zeit der geotropischen Umstimmung ein sehr geringes Wachstum (vgl. Schütze, a. a. O., S. 418, 419 u. 421; Wachstumskurven für den Hypokotyl von *Lupinus albus*).

kannt, bemerkenswert bleibt jedoch die Koinzidenz des phototropischen Verhaltens mit dem geotropischen, über deren innere Ursachen keine sichere Vorstellung möglich ist.

Ob sich bezüglich der phototropischen Bewegung im Hypokotyl während seiner positiv geotropischen Wachstumsperiode eine von der Beleuchtungsintensität abhängige Gesetzmäßigkeit im Sinne der Müller-Oltmannsschen Theorie[1]) feststellen läßt, wie dies Linsbauer und Vouk für die negativ phototropischen Keimwurzeln von *Raphanus* und *Sinapis* unter bestimmten Bedingungen zu zeigen gelungen ist[2]), wurde nicht untersucht. Es lag jedoch im Plane der vorliegenden Untersuchungen zu zeigen, daß unter entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen an der Einkrümmung des Gipfels von nicht zu weit vorgeschrittenen *Helianthus*-Keimlingen auch ein phototropischer Reiz mitbeteiligt sein kann.

Die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit des Keimstengels in seiner ersten Streckungsperiode war, wenn wir von ganz speziellen Fällen absehen, die sich in Anpassung an ganz bestimmte Keimungs- und Lebensbedingungen entwickelt haben wie das schon von Dutrochet erkannte Verhalten des Hypokotyls von *Viscum*[3]), bisher nicht bekannt und es lag nahe, auch andere Keimpflanzen in dieser Hinsicht zu prüfen, soweit es die zur Verfügung stehende Zeit gestattete. Ich untersuchte die Keimpflanzen von *Sinapis alba, Ipomoea purpurea* und *Cucurbita Pepo.*

Die Versuche mit *Sinapis* begegneten manchen Schwierigkeiten. Aus dem Vorhergehenden (vergl. S. 578) ist bekannt, daß der positive Geotropismus aus dem Hypokotyl des Senfkeimlings ungemein rasch verschwindet. Es galt daher, den kurz andauernden Zustand für die Belichtungsversuche zu treffen. Dies gelang erst nach mehreren vergeblichen Bemühungen. Von der Prüfung in Erde wurzelnder Keimpflanzen mußte ganz abgesehen werden; im Zeitpunkte, der eine sichere Fixierung der Pflanzen in Erde ermöglicht, reagiert der Hypokotyl nur mehr negativ geotropisch und positiv phototropisch. Bei den Versuchen mit gequollenen Samen in feuchter Küvette mußte erst eine entsprechende Wasserversorgung

---

1) N. J. C. Müller, Botanische Untersuchungen, I, 1872. Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen, Flora, 1892; Über positiven und negativen Heliotropismus, Flora, 1897.

2) K. Linsbauer und Vouk, Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln (Vorl. Mitteil.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909.

3) Dutrochet, Recherches anatomiques et physiologiques, 1824, S. 92.

und Befestigung der Samen ausprobiert werden. Am zweckmäßigsten erwies sich eine Anordnung, wie sie in Figur 33 beim ersten Keimling dargestellt ist. Hierbei wurden die Samen nach halbstündiger Vorquellung nebeneinander an der Unterseite eines horizontalen Korkstreifens knapp am belichteten Rande mit einer feinen Nadel schief befestigt. Der Wasserzufluß erfolgte durch einen zwischen Kork und Samen liegenden Filtrierpapierstreifen, der an beiden Enden des Korkes in das den unteren Teil der Küvette ausfüllende Wasser tauchte. Im folgenden ist ein solcher Versuch mitgeteilt.

Versuch 41.

Samen von *Sinapis* wurden nach halbstündiger Quellung sofort in feuchten Küvetten in der geschilderten Weise auf Kork fixiert. Beginn der künstlichen Belichtung 23. II. 5 h nachm., 18 Samen.

24. II. 9 h vorm. Das Würzelchen beginnt bei den meisten durchzubrechen; 2 Keimlinge haben schon ein Würzelchen von 2 mm Länge, deren Hypokotyl wächst in vertikaler Richtung ohne Ablenkung nach abwärts.

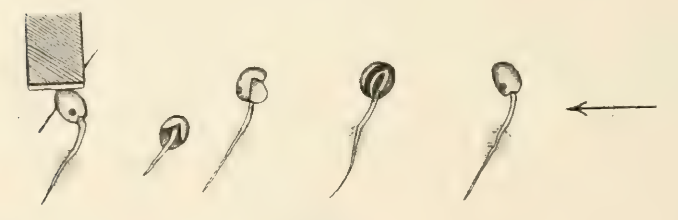


Fig. 33.
Wirkung kontinuierlicher einseitiger Belichtung in den ersten Streckungsstadien des Hypokotyls von *Sinapis alba* unter gleichzeitiger normaler Schwerkraftswirkung. Keimung und Wachstum in feuchter Küvette.

3 h nachm. Der Hypokotyl der Keimlinge wird sichtbar und ist durchwegs vom Lichte etwas abgewendet.

25. II. 9 h vorm. Unabhängig von der Lage der Kotyledonen zum Lichte sind sämtliche Hypokotyle vom Lichte abgewendet. Nur die zwei Vorläufer zeigen gar keine phototropische Reaktion. Der Zustand der Keimlinge (Haupttypen) ist in Fig. 33 dargestellt.

10 h vorm. Die negativ geotropische Aufkrümmung macht sich allenthalben stark bemerkbar.

Derselbe Effekt wurde auch bei Versuchen im Tageslichte erzielt.

Versuch 42.

Beginn der Belichtung 2. III. 12^{30} h nachm. 12 Samen.

3. III. 9 h vorm. Aus 2 Samen erscheint das Würzelchen.

7 h nachm. Es keimen noch 2 Samen.

4. III. 11 h vorm. Die zwei Verläufer zeigen keine phototropische Reaktion, die übrigen 6 Keimlinge deutlich negativ phototropisch abgelenkt; 4 Samen keimen nicht.

Die reine negativ phototropische Reaktion trat bei Versuchen auf dem Klinostaten und einseitiger konstanter Belichtung sehr schön zutage. Hierbei mußte mit Rücksicht auf die aus Versuch 29 (Seite 579) hervorgegangene Tatsache, daß im allgemeinen eine sichere Durchbrechung der Samenschale seitens des Würzelchens und Hypokotyls nur unter dem Einflusse der Schwerkraft möglich ist, das erste Erscheinen des Würzelchens abgewartet und erst dann der Klinostat in Tätigkeit gesetzt werden. Da aber dieser Zeitpunkt nicht für alle Samen derselbe ist, wurde bei jedem Versuche nur bei einer bestimmten Anzahl von Keimlingen eine exakt negativ phototropische Reaktion erzielt. Unentschieden bleibt, ob der zu Beginn des Wachstums negativ phototropisch reagierende Keimstengel von *Sinapis* selbst lichtempfindlich ist oder ob wir es mit einer Transmission des Lichtreizes aus der perzipierenden Wurzel zu tun haben. Für den Hypokotyl von *Helianthus* kommt dies in Anbetracht des Verhaltens in Erde wurzelnder Keimpflanzen sicher nicht in Frage.

Vollkommen ergebnislos verliefen die vielen Versuche mit Keimpflanzen von *Ipomoea* und *Cucurbita*. Bei jener vereitelt die während des positiv geotropischen Wachstums mit ziemlicher Plötzlichkeit einsetzende, auch durch die Schwerkraftswirkung nicht unterdrückbare autonome Bewegung (vergl. S. 585) jede sichere Beurteilung, der Keimstengel dieser reagiert in seiner positiv geotropischen Zone (dies gilt für Tageslicht und die verwendete künstliche Beleuchtung) mit aller Gewißheit überhaupt nicht phototropisch.

B. Zusammenfassung.

1. Der Hypokotyl von *Helianthus annuus* ist während seiner positiv geotropischen Wachstumsperiode negativ phototropisch. Gleichzeitig mit der geotropischen Umstimmung vollzieht sich bei gleich bleibenden Außenbedingungen in seinen basalen Teilen der phototropische Stimmungswechsel; unterdessen behalten seine apikalen Teile neben der positiv geotropischen auch die negativ phototropische Reaktionsfähigkeit für einige Zeit (bis zu einem Alter von beiläufig 4 Tagen) bei.

2. Eine Unterdrückung der zu Beginn der Keimung vorhandenen starken autonomen Krümmungstendenz durch den Phototropismus ist unmöglich. Die phototropische Reaktion tritt erst dann zutage, wenn das erste Wachstum unter dem Einflusse der Schwerkraft, die jede Abweichung von ihrer Wirkungsrichtung verhindert, erfolgt ist. Hierzu genügt eine vorausgehende Streckung bis zu einer Hypokotyllänge von nicht ganz 1 mm[1]).

3. Auch der Hypokotyl von *Sinapis alba* reagiert während der kurz andauernden Periode positiv geotropischen Wachstums negativ phototropisch. Eine gleichzeitige Anisotropie des Keimstengels läßt sich rücksichtlich des Phototropismus ebenso wenig nachweisen wie rücksichtlich des Geotropismus.

4. Ein sicheres Urteil über den Phototropismus des Keimstengels von *Ipomoea purpurea* während seines positiv geotropischen Wachstums ist wegen der nicht unterdrückbaren und selbst durch den Geotropismus nur schwach beeinflußbaren autonomen Krümmung seiner apikalen Zone unmöglich.

5. Der Keimstengel von *Cucurbita Pepo* reagiert in seinen positiv geotropischen Zonen nicht phototropisch.

6. An der Gipfeleinkrümmung junger, im Tageslichte wachsender Keimpflanzen von *Helianthus* kann bei entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen der Phototropismus mitbeteiligt sein.

VIII. Über die Faktoren, von welchen die Ausbildung des Stemmorgans an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel abhängig ist.

A. Einleitende Bemerkungen.

Einige Embryonen zeichnen sich durch eine schon im ruhenden Samen vorhandene Anschwellung des Wurzelhalses aus, bei anderen entwickelt sich erst im Verlaufe der Keimung an der Übergangsstelle zwischen Hypokotyl und Wurzel eine Verdickung, die dem wachsenden Keimling bei der Befreiung von der Samenschale be-

1) Ich möchte Versuch 35, eventuell auch Versuch 38 und 40 als Vorlesungsversuche zur Demonstration negativ phototropischen Verhaltens sowohl mit Rücksicht auf die Einfachheit der Anordnung als auch im Hinblick auf die prompte Reaktionsfähigkeit des leicht zu beschaffenden Objektes an Stelle des bisherigen Schulobjektes (*Sinapis*-Wurzel) bestens empfehlen.

hilflich ist. Am bekanntesten ist die Erscheinung bei den Cucurbitaceen, bei welchen sich die erwähnte Verdickung unter normalen Verhältnissen einseitig entwickelt. Schon Forschern der siebziger Jahre des abgelaufenen Jahrhunderts war es aufgefallen, daß die Verdickung nicht in konstanter Abhängigkeit von den morphologischen Verhältnissen des Samens entsteht, vielmehr in ihrer Lokalisation beeinflußbar ist. So soll sich das geburtshelfende Organ nach Tscherning[1]) stets im Innern des Biegungswinkels von Hypokotyl und Wurzel durch Auspressung peripherer Rindenschichten bilden, während Flahault[2]) hierfür die relative Lage des Embryos zur Erdoberfläche verantwortlich macht. Ch. Darwin[3]), der richtig erkannte, daß das Organ in seinen oberen Teilen aus Elementen des Stengels, in seinen unteren aus Elementen der Wurzel besteht, und die Raschheit seiner Entwicklung festgestellt hat, faßt die Abhängigkeit der Entwicklung von der jeweiligen Konkavseite der Stengel- und Wurzelbiegung als Anpassungserscheinung an die geburtshelfende Funktion der Anschwellung auf. Aus Bemerkungen Fr. Darwins[4]), der bei rotierenden Embryonen eine ringförmige Ausbildung des Wulstes festgestellt hat, geht hervor, daß es sich bei der Entstehung der Anschwellung um eine Reaktion auf den Schwerkraftsreiz handeln könnte. Ausgedehnte Versuche über die Abhängigkeit der Entwicklung des Organs von der Angriffsrichtung der Schwerkraft und von den durch die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel geschaffenen inneren Verhältnissen hat Noll[5]) ausgeführt, dem wir überdies Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse im Organe und über die Beeinflussung des Keimungsverlaufes von der Ausgangsstellung der Samen und damit von der Ausbildungsweise des Wulstes verdanken. Von Noll wurde auch die Bezeichnung „Stemmorgan" geprägt, die in den folgenden Zeilen verwendet ist. Nach Noll ist die Entwicklung des Stemmorgans bei *Cucurbita*-Keimlingen von zwei, in

---

1) Tscherning, Untersuchungen über die Entwickelung einiger Embryonen bei der Keimung. Tübinger Inauguraldissertation, 1872, Taf. 1, Fig. 1, 2, 3.

2) Flahault, Sur le talon de la tigelle de quelques Dicotylédones. Bull. de la soc. botan. de France, Bd. XXIV, 1877, S. 200 ff.

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, S. 85, Fig. 62.

4) Fr. Darwin, Hamilton Acton, Practical Physiology of Plants, Cambridge, 1895, S. 192 ff., Fig. 38.

5) Noll, Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb., 1901, Erg.-Bd. I, S. 145—165.

ihrer Wirkung korrelativ verbundenen Faktoren abhängig: 1. vom Schwerkraftsreize, 2. von der morphästhetischen Reizwirkung der geotropischen oder autonomen Krümmung von Hypokotyl und Wurzel. Die erste Abhängigkeit leitet der genannte Forscher aus folgenden Versuchsergebnissen ab: Das Stemmorgan entwickelt sich einseitig und stets an der dem Erdboden zugekehrten Seite bei inverser oder horizontaler Ausgangslage der Embryonen und aus schiefer Lage, wenn ein für verschiedene Rassen ungleichwertiger Grenzwinkel nicht überschritten wird. Es wird ringförmig aus vertikaler und schwach geneigter Ausgangslage der Embryonen und bei Rotation auf dem Klinostaten. Durch Drehung horizontal liegender Embryonen, an welchen sich das Stemmorgan einseitig zu entwickeln beginnt, um 180° erhält man an der neuen Unterseite einen in der Folge die primäre Wulstbildung überflügelnden zweiten Wulst.

Über die theoretischen Vorstellungen, die sich Noll von der Schwerewirkung und über die Ausdehnung der Reizfelder in den an der Ausbildung des Wulstes beteiligten Zellen macht, braucht an dieser Stelle nichts bemerkt zu werden[1]. Uns genügt festzustellen, daß den Ausführungen Nolls zufolge die Schwerkraft eine radiale und zentrifugale Streckung — um diese handelt es sich zunächst bei der Wulstbildung — in den entsprechenden Zonen von Hypokotyl und Wurzel hervorruft, jedoch nur dann, wenn sie parallel zur Längsachse des normal gestellten Keimlings wirkt oder ihre Richtung mit der Achse einen kleinen Winkel einschließt; bei anderer Ausgangslage aber nur dort, wo ihre Wirkung in Bezug auf die Zentralachse des Individuums zentrifugal gerichtet ist, also in der gegen den Erdboden schauenden Hälfte der Zone. Da nun Noll bekanntlich die Sachssche Auffassung von der Geoperzeption auf dem Klinostaten, die allerdings erst später durch die Versuche Fittings[2] in exakter und völlig einwandfreier Weise erwiesen wurde, geteilt hat, ist ihm die ringförmige Ausbildung des Stemmorgans bei Keimlingen, die in paralleler Lage zur horizontalen Klinostatenachse rotieren, wobei nacheinander sämtliche Punkte der organbildenden Zone in die Reizlage gelangen, mit ein

1) Die zugrundeliegenden Gedanken finden sich in Noll, Heterogene Induktion, Leipzig, 1892 und Noll, Über Geotropismus, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIV, S. 457 ff.

2) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 285 ff.

Beweis für die Abhängigkeit der Organentwicklung von der Schwerkraft. Die Tatsache, daß das Stemmorgan bei Pflanzen, die sich zu Beginn der Keimung auf dem Klinostaten autonom krümmen, einseitig und zwar an der Konkavseite zur Entwicklung gelangt, führt Noll auf einen morphästhetischen Reiz zurück, der die Reaktion auf den Schwerkraftsreiz in diesem Falle völlig unterdrückt. Wie die Seitenwurzelbildung durch den Formreiz der gekrümmten Hauptwurzel[1]), sei auch die Ausbildung des Stemmorgans durch einen von der Hypokotyl- und Wurzelkrümmung ausgehenden morphästhetischen Reiz veranlaßt. Ebenderselbe Reiz verhindert nach Noll die ringförmige Ausbildung des Stemmorgans bei Keimlingen, deren Hypokotyl und Wurzel sich aus horizontaler Lage geotropisch in die vertikale Lage eingestellt und damit jene Reizlage für den Schwerkraftsreiz erreicht haben, bei welcher zu diesem frühen Zeitpunkte eigentlich noch eine allseitige radial-zentrifugale Zellstreckung der Zone erfolgen sollte. Für das Vorhandensein eines solchen Reizes sprechen schließlich Versuche mit Keimlingen, deren kurzer Hypokotyl zwangsweise nach aufwärts gekrümmt wurde. Derartig behandelte Keimlinge entwickelten zwei Stemmorgane, eines an der Unterseite infolge des Schwerkraftsreizes, eines an der konkaven Oberseite infolge des Körperformreizes[2]). Allerdings gelang, wie Noll mitteilt, der Versuch nicht immer.

In jüngster Zeit haben W. Crocker, L. J. Knight und E. Roberts Untersuchungen mit *Cucurbita*-Keimpflanzen veröffentlicht[3]), durch welche die genannten Autoren in bezug auf die Beeinflußbarkeit der Stemmorganentwicklung zu ganz anderen Schlüssen gelangen. Die Versuche wurden mit verschiedenen Kürbisrassen und mit großer Individuenzahl ausgeführt. Als bemerkenswertes Ergebnis ist hervorzuheben, daß sich die verschiedenen Rassen hinsichtlich des Stemmorgans und seiner Entwicklung nicht gleich verhalten. Auf Grund von Rotationsversuchen mit horizontaler und schief stehender Klinostatenachse und auf Grund von Versuchen, in welchen die Schwerkraft durch verschieden stark gewählte Zentrifugalkräfte ersetzt wurde, gelangen die Autoren zum Schlusse, daß sich eine Beeinflussung der Stemmorganentwicklung durch die

---

1) Noll, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb., 1900, S. 412.

2) Noll, Zur Keimungsphysiologie usw., S. 159, Fig. 3.

3) W. Crocker, L. J. Knight and Edith Roberts, The peg of the *Cucurbitaceae*. Botanical Gazette, Bd. 50, 1910, S. 321—339.

Schwerkraft nicht beweisen lasse. Das Primäre ist bei allen Versuchen, die dahin abzielten, durch entsprechende Massenwirkung eine Trennung des geotropischen Vorganges und der Stemmorganausbildung zu erreichen, stets die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel, die Stemmorganentwicklung ist das Sekundäre und von der Krümmung der beteiligten Organe abhängig. Nach allem ist das Stemmorgan von *Cucurbita* ein integrierender Bestandteil der Pflanze, der dann, wenn die Krümmung, wie bei Wachstum aus normaler Anfangslage oder bei Rotation um die horizontale Klinostatenachse, ausbleibt, allseitig und gleichmäßig entwickelt wird. Auf die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel, die teils durch die Schwerkraft, zum größten Teil aber mechanisch durch die hemmende Wirkung der Samenschalenhälften hervorgerufen wird, ist seine Einseitigkeit zurückzuführen. Welcher Art die Beeinflussung des Stemmorgans durch die Krümmung von Hypokotyl und Wurzel sei, darüber äußern sich die Autoren nicht. Schließlich wird in der genannten Arbeit noch hervorgehoben, daß der Kontakt mit der Samenschale die Weiterentwicklung des Organs begünstigt, eine Tatsache, die auch Noll nicht entgangen war.

Wenn wir versuchen, die Auffassung Nolls und die Auffassung der amerikanischen Autoren kurz zusammenzufassen, so kann gesagt werden: Nach Noll ist die Entwicklung des Stemmorgans von der Schwerkraft und von der Hypokotyl- und Wurzelkrümmung abhängig — nach Crocker, Knight und Roberts von der Krümmung der betreffenden Organe allein; nach Noll wirkt die Krümmung als morphästhetischer Reiz — wie sich die drei amerikanischen Autoren die Einwirkung der Krümmung denken, ist aus ihrer Mitteilung nicht zu entnehmen. Der wesentlichste Unterschied der Auffassungen liegt jedoch in folgendem: Crocker, Knight und Roberts legen in Anbetracht der verschiedenartigen Beeinflußbarkeit des Stemmorgans bei den verschiedenen untersuchten Rassen und unter Hinweis auf jene Typen, bei welchen sich schon im ruhenden Samen eine ähnliche Bildung vorfindet, besonderes Gewicht darauf, hervorzuheben, daß das Stemmorgan durch äußere Faktoren nicht erst hervorgerufen, sondern in seiner Entwicklung bloß beeinflußt werde; aus dem Wortlaut der Nollschen Mitteilung hingegen gewinnt man den Eindruck, daß Noll die radialzentrifugale Zellstreckung in der Grenzzone von Hypokotyl und Wurzel direkt als eine spezifische Reaktion auf den Schwerkraftsreiz und auf den Körperformreiz auffaßt. Wie ich vorweg-

nehmen möchte, besteht meines Erachtens in diesem Punkte die Auffassung der amerikanischen Autoren zu Recht.

B. Versuche mit *Cucurbita*, *Cucumis*, *Cyclanthera* und *Scabiosa*.

Die Untersuchung über die Abhängigkeit der Krümmungen des Keimstengels von äußeren Faktoren führte mich auch zur Beachtung der Stemmorganentwicklung und veranlaßte mich, eigene Versuche durchzuführen, um eine Vorstellung von den Abhängigkeitsverhältnissen in der Entwicklung dieses Organs zu gewinnen. Ich experimentierte mit Samen eines gewöhnlichen Speisekürbisses, dessen Rassenzugehörigkeit sich nicht eruieren ließ, mit Samen von *Cucumis sativus*, *Cyclanthera explodens* und mit Früchten von *Scabiosa prolifera*. Das Arbeiten mit Vertretern verschiedener Gattungen und mit einem Typus aus einem anderen Verwandtschaftskreise sollte eine mehr generelle Auffassung der Verhältnisse ermöglichen. Zunächst galt es festzustellen, welche Veränderungen in der Gestaltung des bereits angelegten Stemmorgans an einem und demselben Individuum während der Keimlingsentwicklung vor sich gehen unter gleichzeitiger Beachtung der Bedingungen, unter welchen die Entwicklung erfolgt. Es ist dies ein Moment, das bei den früheren Versuchen nicht genügend beachtet wurde. Aus dem Folgenden wird hervorgehen, daß Größe und Gestalt des Organs sich im Laufe der individuellen Entwicklung bedeutend verändern und, da sich in jeder Versuchsreihe überdies ungleich wachsende Individuen vorfinden, ist es klar, daß bei Anwendung rein statistischer Protokollführung Fehler unterlaufen können.

Die Vorversuche mit Samen von *Cucurbita* zielten dahin ab, aus Samen, die in normaler, inverser und horizontaler Stellung in feuchten dunkeln Kammern fixiert wurden, erwachsende Keimpflanzen in bezug auf ihr Stemmorgan so oft als möglich zu beobachten. Die Keimlinge aus horizontalen Samen zeigten das allbekannte Verhalten. Die invers gestellten Hypokotyle und Wurzeln krümmten sich bald in der Ebene der Kotyledonen, bald darauf senkrecht, auch schiefe Lagen kamen vor. Während sich das Stemmorgan bei Krümmungen senkrecht zur Keimblatt- (Samen-)ebene in kräftiger Weise ausschließlich an der Konkavseite entwickelte, wiesen in der Kotyledonarebene gekrümmte Hypokotyle ein z w e i s e i t i g e s, allerdings nach der Konkavseite hin stärker entwickeltes Stemmorgan

auf — vergl. Fig. 34. Die breiten Flanken des im Querschnitte elliptischen Hypokotyls neigen somit bei der verwendeten Rasse mehr zur Ausbildung der wulstförmigen Verdickung als die Schmalseiten. Beachtenswert war das Verhalten des Keimstengels und des Stemmorgans bei Keimpflanzen, die aus normal fixierten Samen wuchsen. Hierbei entwickelte sich durchwegs ein ringförmiges oder, wie nach dem Ergebnis mit invers gestellten Samen zu erwarten war, ein zweiseitiges Stemmorgan. Fand es an den Schalenhälften nirgends Widerstand, so wurde es vom positiv geotropisch wachsenden Hypokotyl in gerader Richtung aus dem Samen geschoben (Fig. 35 *A*), im entgegengesetzten Falle mußte sich der einseitig fixierte Hypokotyl zwangsweise krümmen, wonach je nach der Schalenbeschaffenheit am Fixierungspunkte entweder ein Abrutschen erfolgte (Fig. 35 *B*) oder bei fortgesetzter Fixierung die Hypokotylkrümmung verstärkt wurde (Fig. 35 *C*). Das in der Anlage bei allen Individuen deutlich ringförmige oder zweiseitige Stemmorgan veränderte aber in der Folge, je nachdem es an der Samenschale Rückhalt gefunden oder nicht, seine Gestalt. Im ersten Falle war im Verlaufe der Entwicklung eine allmähliche Ausgleichung des Wulstes an der freien Hälfte des Organs zu beobachten, die nach endlicher Befreiung des Stützpunktes von der Samenschale zu dem in Fig. 35 *D* dargestellten Zustande führte; im zweiten Falle erfolgte die allmähliche Ausgleichung allseitig und erzielte in gleicher Zeit einen Zustand, der bald vollkommen bald annähernd dem in Fig. 36 *A* dargestellten Bilde entsprach. Wenn wir von der ersten Entstehung des Stemmorgans zunächst absehen, so ergibt der Versuch, daß die fernere Entwicklung des Organs jedenfalls von den Vorgängen des Wachstums im Hypokotyl abhängig ist und daß sich die Zellen des Wulstes an der Längsstreckung des Keimstengels beteiligen. Dadurch kann ein in der Anlage ringförmiges Stemm-

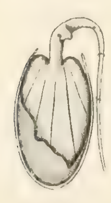


Fig. 34.
Aus invers fixiertem Samen erwachsener Keimling von *Cucurbita Pepo*, 3 Tage nach Keimungsbeginn.

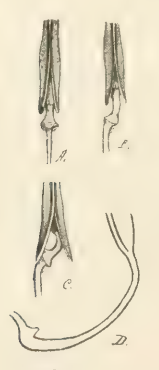


Fig. 35.
A, *B*, *C* aus wurzelrecht fixierten Samen in feuchtem dunklem Raume erwachs. Keiml. v. *Cucurbita Pepo*, 3 Tage nach Keimungsbeginn. *D* ein Keimling der Versuchsreihe nach weiteren 3 Tagen.

organ in der Folge einseitig werden. Zur Feststellung der Wulstentwicklung bei ungehemmtem Wachstum und des Einflusses des Samenschalenkontaktes auf die fernere Gestaltung des Organs dienten die folgenden Versuche mit entschälten Embryonen, die stets von Parallelversuchen mit vorgequollenen Samen begleitet waren.

Versuch 43.

Nach Quellung entschälte Embryonen von *Cucurbita Pepo* mittels Nadeln am 17. XII. in wurzelrechter Stellung in feuchten zylindrischen Glasgefäßen auf Kork fixiert.

18. XII. 7 h nachm. Die Wurzeln strecken sich.

19. XII. Auch der Hypokotyl hat sich gestreckt, teils vertikal nach abwärts, teils ist er schwach in der Kotyledonarebene oder senkrecht darauf gekrümmt.

20. XII. Das Stemmorgan ist deutlich erkennbar, durchwegs in der Anlage ringförmig. Die gestrigen schwachen Krümmungen des Hypokotyls sind ausgeglichen.

21. XII. Das Stemmorgan ist beiläufig bei der Hälfte der Keimlinge sehr kräftig entwickelt, bei der anderen Hälfte hat es sich seit gestern nicht weiter entwickelt.

22. XII. In den basalen Partien des Hypokotyls beginnt die negativ geotropische Aufkrümmung. Bei 20 % der Keimlinge ist durch diese Krümmung das Stemmorgan an der Konvexseite verschwunden. An den Keimlingen, deren Hypokotyle ein schwaches Stemmorgan entwickelt hatten, ist es heute eben noch wahrnehmbar (Fig. 36 *B*).

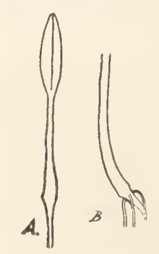


Fig. 36.
A Keimling *A* der vorhergehenden Figur vor der negativ geotrop. Aufkrümm. *B* Hypokotylbasis eines 5 Tage alten, in dunklem feuchtem Raume gewachs. Keiml. von *Cucurbita Pepo;* der ruhende Embryo war ohne Samenschale wurzelrecht fixiert.

Versuch 44.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen in horizontaler Flachstellung am 17. XII. in feuchten Kammern fixiert.

18. XII. Die Wurzel wächst positiv geotropisch.

19. XII. Auch der Hypokotyl hat sich gestreckt, ist positiv geotropisch gekrümmt, an seiner Konkavseite ist das Stemmorgan als kleiner Wulst schon sehr deutlich erkennbar.

20. XII. In den basalen Partien des Hypokotyls beginnt die negativ geotropische Aufkrümmung, das Stemmorgan hat sich seit gestern vergrößert, durchwegs einseitig.

21. XII. Hypokotyle gleichmäßig *s*-förmig gekrümmt.

22. XII. Das Stemmorgan hebt sich nur mehr wenig ab.

23. XII. Bei 25 % der Keimlinge ist die wulstförmige Verdickung verschwunden, bei den übrigen schwach angedeutet.

Versuch 45.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen am 17. XII. in horizontaler Kantenstellung auf Kork in feuchten Kammern befestigt.

18. XII. Wurzel wächst positiv geotropisch.

19. XII. Der Hypokotyl hat sich gestreckt und ist bei der Mehrzahl der Keimlinge positiv geotropisch gekrümmt, bei einigen Keimlingen gesellt sich zur geotropischen Abwärtskrümmung eine schwache Krümmung in der zu den Keimblattflächen normalen Ebene. Das Stemmorgan ist in seiner Anlage an den beiden seitlichen Flanken und im konkaven Bogen erkennbar (vgl. Fig. 37).

20. XII. Das Stemmorgan hat sich kräftig entwickelt, am stärksten an den beiden Seitenflanken und im ganzen in der Richtung gegen die konkave Seite, bei einigen Keimlingen deutlich zweiteilig (vgl. Fig. 37; bei *a* ist die Querschnittsansicht des betreffenden Organs wiedergegeben). Gegen Abend beginnt in den basalen Partien des Hypokotyls die negativ geotropische Aufkrümmung.

21. XII. Hypokotyle *s*-förmig gekrümmt (vgl. Fig. 37).

22. XII. Das Stemmorgan hebt sich nicht mehr kräftig ab (vgl. Fig. 37).

23. XII. Das Stemmorgan ist bei 20 % der Keimlinge nicht mehr erkennbar; bei den übrigen ist es bloß an der Konvexseite der negativ geotropischen Krümmung verschwunden, doch auch an den Flanken etwas weniger deutlich.

Fig. 37.
Entwicklungsstadien von in dunklem feuchtem Raume wachs. *Cucurbita*-Keiml., die in ruhendem Zustande an den Kotyledonen horizontal hochkant fixiert worden waren.

Aus den geschilderten, nach den Weihnachtstagen noch zweimal wiederholten Versuchen ergibt sich, daß die fernere Entwicklung des Stemmorgans auch unabhängig von Hemmungskrümmungen des Hypokotyls durch die geotropischen Wachstumsvorgänge im Stengel beeinflußt wird. Insbesondere geht aus den Versuchen hervor, daß sich die Zellen des Wulstes an dem nach erfolgter geotropischer Umstimmung in der basalen Zone mit erneuter Stärke einsetzenden, negativ geotropischen Wachstum des Hypokotyls beteiligen. Der Vergleich von der Samenschale künstlich befreiter Embryonen mit solchen, die innerhalb der Samenschale gekeimt hatten, zeigt, daß die geschilderten Veränderungen im Stemmorgane dort nicht eintreten, wo es, an einer Schalenhälfte verklemmt, durch den wachsenden Hypokotyl immer stärker gegen diese Schalenhälfte gepreßt wird. Dadurch in seiner Entwicklung begünstigt, verliert es die Fähigkeit, sich an der Längsstreckung des Stengels zu beteiligen und ist noch an sehr weit vorgeschrittenen Keim-

pflanzen ganz deutlich erkennbar. Wahrscheinlich ließen sich bei diesen, unter Druck wachsenden Organen auch anatomische Veränderungen nachweisen. Hervorgehoben muß aber werden, daß der Samenschalenkontakt nur an der ferneren Ausgestaltung des Stemmorgans, nicht aber an seiner ersten Entwicklung mitbeteiligt ist. Fig. 37 zeigt wohl mit hinreichender Deutlichkeit, zu welch ansehnlicher Größe das Organ auch ohne Samenschale in kürzester Zeit heranwächst.

Über die Abhängigkeit der ersten Entwicklung des Stemmorgans sagen die bisherigen Versuche nicht mehr aus, als daß es unbeeinflußt von der Samenschale bei geradem Wachstum des Keimstengels und der Wurzel ringförmig und bei positiv geotropischer Krümmung der genannten Organe einseitig und zwar an der Konkavseite des Bogens zur Ausbildung gelangt. Hierbei macht sich die Tatsache bemerkbar, daß die Breitseiten des im Querschnitte elliptischen Hypokotyls mehr zur Wulstbildung neigen als die Schmalseiten. Anschließend wurden Versuche auf dem Klinostaten durchgeführt. Eine Anzahl feuchter, zylindrischer Gefäße mit entschälten Embryonen kam auf den Klinostaten im Dunkeln, eine Anzahl auf den Klinostaten im Tageslichte und unter jeder Gruppe befanden sich solche, in denen die Embryonen um eine zu ihrer Längsachse parallele Achse rotierten und solche, in welchen die Längsachse der Embryonen auf die Klinostatenachse senkrecht orientiert war. Ein Unterschied in dem Verhalten der verschieden orientierten Keimpflanzen machte sich nicht bemerkbar.

Versuch 46 a.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen am 31. XII. mittels Nadeln auf Kork in feuchten Zylindern befestigt. Die Zylinder kamen gleich darauf auf den Dunkelklinostaten.

1. I. Wurzeln strecken sich. Gegen Abend sind verschiedene, meist schwache Krümmungen, an denen der unterdessen ebenfalls gewachsene Hypokotyl mitbeteiligt ist, zu beobachten.

2. I. Hypokotyle größtenteils gerade oder fast gerade, einige in der Kotyledonarebene oder senkrecht darauf gekrümmt. Stemmorgan überall deutlich entwickelt, an den geraden Hypokotylen ringförmig oder mehr zweiseitig, an den gekrümmten einseitig, in der konkaven Flanke.

3. I. Die Krümmung der Hypokotyle ist bei der Mehrzahl der Keimlinge teils ausgeglichen, teils apikalwärts vorgeschritten. Das gestern noch einseitige Stemmorgan hat sich auch bei diesen ringförmig entwickelt, wobei die schon gestern entwickelte Flanke gefördert erscheint. Bei vier Keimlingen ist die Krümmung des Hypokotyls an der ursprünglichen Stelle verblieben, das Stemmorgan einseitig.

Versuch 46 b.

Samen nach Quellung entschält und die Embryonen am 3. I. in feuchten Zylindern befestigt. Die Zylinder kamen gleich darauf auf den Klinostaten im Lichte.

4. I. Keine Veränderung.
5. I. Hypokotyl und Wurzel haben sich gestreckt und sind durchwegs bald schwächer, bald stärker gekrümmt. Stemmorgan noch nicht wahrnehmbar.
6. I. Bei einigen Keimlingen ist eine Schwellung an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel zu sehen.
7. I. Stemmorgan deutlich bei allen Keimlingen erkennbar. Es ist bei der Mehrzahl der Keimlinge der Krümmung entsprechend entwickelt, bei 20 % der Keimlinge, deren Hypokotyl nahezu gerade ist, ringförmig oder zweiseitig.
8. I. Wie das Stemmorgan bei Keimpflanzen, deren Hypokotyl und Wurzel sich autonom gekrümmt hatten, weiter entwickelt wurde, ist aus Fig. 38 zu ersehen. Verharrt die zunehmende Hauptkrümmung genau in der organbildenden Zone, so bleibt es einseitig und zwar unabhängig von der relativen Lage der Krümmungsebene zur Kotyledonarfläche (Fig. 38 *c* u. *e*); liegt die Krümmungsregion außerhalb der organbildenden Zone, entweder im Hypokotyle (Fig. 38 *a*) oder in der Wurzel (Fig. 38 *b* u. *d*), so wird es ringförmig.

Die Versuche bestätigen die Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung von der Wachstumsrichtung von Hypokotyl und Wurzel. Sie zeigen, daß auch autonome Krümmungen die einseitige Entwicklung des Organs an der Konkavseite veranlassen und daß beim Ausbleiben dieser ebenso wie bei senkrechtem Wachstum aus wurzelrecht fixiertem Samen das Stemmorgan ringförmig ausgebildet wird. Beachtenswert ist das Verhalten jener Keimlinge, bei welchen die autonome Krümmung nicht in der organbildenden Zone, sondern in angrenzenden Partien des Hypokotyls oder der Wurzel ausgeführt wurde, oder bei welchen mit fortschreitendem Wachstum die Krümmungszone aus der organbildenden Region herausrückte: sie entwickelten ebenfalls ein ringförmiges Stemmorgan, an welchem nicht selten die eine Hälfte entsprechend der Primärkrümmung gefördert erschien. Auf Grund der Rotationsversuche, die als Nebenresultat die Unabhängigkeit der Organbildung vom diffusen Einflusse des Lichtes ergeben haben, läßt sich somit sagen: Das Stemmorgan wird stets dann allseitig oder bei Bevorzugung der zwei Längsseiten des Querschnitts zweiseitig entwickelt, wenn die für die Bildung des Or-

Fig. 38. Auf dem Klinostaten im Tageslichte erwachs. Embryonen von *Cucurbita Pepo*, 4 Tage nach Beginn der Streckung. Krümmung bei *a*, *b*, *c* senkrecht auf die Kotyledonarebene, bei *d*, *e* in der Ebene der Kotyledonen.

gans in Betracht kommenden Zellen in der Grenzzone zwischen Hypokotyl und Wurzel nicht für ein zur Stengel- und Wurzelkrümmung führendes einseitig verstärktes Wachstum, mag nun ein solches autonom oder als Reaktion auf den Schwerkraftsreiz erfolgen, herangezogen werden.

Zur Erklärung der geschilderten Abhängigkeit der Wulstbildung von der Krümmung in der kritischen Zone bedarf es der Heranziehung eines eigenen Körperformreizes nicht. Sehen wir von der Frage ab, ob bei dem Krümmungswachstum der in Betracht kommenden Organe eine Veränderung der Geschwindigkeit in der neutralen Achse gegenüber dem geradlinigen Wachstum eintritt oder nicht, so ist doch sicher, daß sich die Zellen der konvex werdenden Seite zur Erzielung der Krümmung in longitudinaler Richtung bedeutend stärker strecken müssen als die der gegenüberliegenden Seite und der Flanken. Bedenkt man nun, daß es dieselben Elemente sind, die im frühesten Entwicklungsstadium des Keimlings durch radiale Streckung die Wulstbildung und durch longitudinale Streckung die geotropische oder autonome Krümmung hervorrufen sollen, so ist wohl klar, daß beides zugleich nicht möglich ist. Viel ungezwungener als mit Hilfe eines die Lokalisation des Organs bestimmenden Körperformreizes läßt sich die Abhängigkeit der Organentwicklung von der Krümmung durch die geschilderte Verhinderung an der radialen Streckung erklären. Es darf auch nicht außer acht gelassen werden, daß die Elemente des Stemmorgans nichts Abgeschlossenes darstellen, daß sie vielmehr, sofern sie nicht durch Pressung an die Samenschale verändert wurden, an dem ferneren Wachstum des Hypokotyls mitbeteiligt sind. Die Versuche 44 und 45 haben gezeigt, wie sich die Gestalt des Stemmorgans nach Beginn des negativ geotropischen Wachstums in der Hypokotylbasis verändern kann und wie sich der Wulst bei der geotropischen Aufkrümmung des Hypokotyls an der konvexen Seite des Bogens zuerst auszugleichen beginnt. Ebenso liegen die Verhältnisse nach dem Früheren zu Beginn des Wachstums von Hypokotyl und Wurzel, das aus horizontaler Ausgangslage gleichsinnig zu einer positiv geotropischen Krümmung führt und hierdurch die gleichzeitige Entwicklung des Stemmorgans durch entsprechende Inanspruchnahme der zu seiner Bildung bestimmten Elemente beeinflußt.

Die nachträgliche Beeinflussung des Stemmorgans durch das Wachstum des Hypokotyls — die in der Spitzenregion wachsende Wurzel beteiligt sich nicht mehr daran — geht auch aus dem Vergleiche der im Lichte und im Dunkeln rotierenden Keimlinge hervor. Jene erreichten in 6 Tagen eine Länge von 2,2—3 cm, diese eine Länge von 9—16 cm. In Fig. 39 ist *A* ein 6 Tage alter Lichtkeimling, *C* die Hypokotylbasis eines gleichaltrigen Dunkelkeimlings. Das Stemmorgan beider Keimlinge zeigte 3 Tage nach Keimungsbeginn das bei *B* dargestellte Größenverhältnis. Auch abgesehen vom ausgleichenden Dickenwachstum ist die nachträgliche Verflachung des Wulstes bei gesteigertem Längenwachstum im Dunkeln deutlich erkennbar.

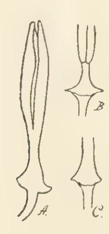


Fig. 39.
Auf dem Klinostaten erwachsene Keiml. von *Cucurbita Pepo; A* im Tageslichte, 6 Tage alt; *B* im Dunkeln, 3 Tage nach Streckungsbeginn; *C* Hypokotylbasis des Keimlings *B* nach weiteren 3 Tagen.

Über das Vorhandensein einer direkten Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung vom Schwerkraftsreize sagen die mitgeteilten Versuche nichts. Eine solche Abhängigkeit könnte nur dann sicher konstatiert werden, wenn es gelänge, eine der Schwerkraftsrichtung entsprechende Verschiebung der Organentwicklung ohne gleichzeitige Krümmung von Hypokotyl und Wurzel zu erzielen. Wir kommen bei Besprechung der Versuche mit anderen Objekten darauf zurück. Es sei hier noch ein Versuch beigefügt, der die Entwicklung des Stemmorgans von Keimlingen zeigen soll, die auf dem Klinostaten rotierend aus vorgequollenen Samen gekeimt hatten.

Versuch 47.

Samen nach 3-tägiger Quellung am 31. XII. in feuchten Zylindern befestigt. Diese kamen gleich darauf teils auf den Dunkelklinostaten, teils auf den Klinostaten im Lichte.

Die Würzelchen erschienen sehr ungleichmäßig, im Lichte zwischen 2. I. und 5. I., im Dunkeln zwischen 3. I. und 7. I.

Das Stemmorgan wurde 2 Tage nach dem Erscheinen der Wurzel zwischen den klaffenden Schalenhälften sichtbar.

Die Weiterentwicklung ergab 3 Typen, die in Fig. 40 *A*, *B* und *C* aus der Versuchsreihe im Lichte wiedergegeben sind. Die Dunkelkeimlinge waren entsprechend länger. Aus der herangezogenen Figur ist folgendes zu sehen: Entweder führt der gerade wachsende Hypokotyl das ringförmige Stemmorgan, das sich in der Folge nicht weiter verstärkt, aus der Samenschale ungehindert heraus *(A)*; oder das Stemmorgan wird durch eine gleich zu Beginn der Keimung auftretende Krümmung einseitig, verklemmt sich der Krümmungsebene entsprechend in der Schale, wird hierdurch verstärkt und kann sich

in Fällen, wo die Krümmung parallel zu den Schalenhälften erfolgt ist, frei machen *(C)*; oder der ursprünglich gerade, mit ringförmigem Stemmorgan versehene Hypokotyl findet vor dem Verlassen der Schale an einer Seite Widerstand und wird bei seinem weiteren Wachstum zu einer Krümmung mechanisch gezwungen *(B)*.

Die Ausgestaltung des Stemmorgans der Keimlinge vom Typus *B* ist beachtenswert. Es wird, wie die Figur zeigt, durch die Pressung auf die Samenschale nicht nur die direkt gedrückte Seite des Stemmorgans in ihrer Größenentwicklung begünstigt, sondern es macht sich der Einfluß des Druckes auch in der freien Seite des Organs, die gleichfalls stark gefördert ist, bemerkbar.

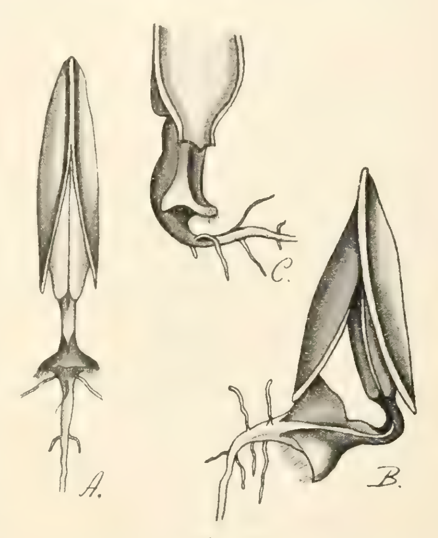


Fig. 40.
Auf dem Klinostaten im Tageslichte keimende Samen von *Cucurbita Pepo*, 5 Tage nach Keimungsbeginn. *A* der Hypokotyl hat sich nicht gekrümmt, *B* der Hypokotyl ist infolge mechanischer Hemmung stark gekrümmt, *C* Hypokotyl und Wurzel sind in der Kotyledonarebene gekrümmt.

Eine derartige Entwicklung ist bei Wachstum unter normalen Bedingungen ausgeschlossen, da entweder unter dem wachstumsrichtenden Einflusse der Schwerkraft durch die primäre positiv geotropische Krümmung von Hypokotyl und Wurzel das Stemmorgan stets zu einseitiger Entwicklung gelangt oder bei geradlinigem geotropischen Wachstum aus wurzelrechter Ausgangslage des Samens die konstante Pressung einer Flanke des ringförmigen oder zweiseitigen Organs entfällt (vgl. Fig. 35 *B* und *C*). Schließlich sei bemerkt, daß die Weiterentwicklung des Stemmorgans nicht nur durch den Samenschalenkontakt beeinflußt wird, sondern auch durch das Wurzelwachstum und die Wasserversorgung. Bei Keimpflanzen, deren Hauptwurzel sich im feuchten Raume schlecht entwickelt oder durch ungünstige Stellung nicht genügend Wasser aufnehmen kann, erscheint das Stemmorgan in seinem Wachstum stark unterdrückt; seine Gestalt ist besonders in solchen Fällen sehr unregelmäßig, wo nach Beschädigung der Hauptwurzel die aus der Stemmorganregion erwachsenden Nebenwurzeln korrelativ zu stärkerer Entwicklung veranlaßt werden.

Die Abhängigkeit der ersten Entwicklung des Stemmorgans von der geotropischen oder autonomen Krümmung von Hypokotyl und Wurzel und die nachträgliche Verstärkung des Organs bei Pressung auf die Samenschale geht auch aus den folgenden Versuchen mit *Cucumis sativus* hervor.

Versuch 48.

Samen von *Cucumis* gelangten nach 3-stündiger Quellung teils mit, teils ohne Samenschale am 11. I. in feuchte Glaszylinder, diese gleich darauf zum Teil auf den Dunkelklinostaten, zum Teil auf den Klinostaten im Lichte. Im Verlaufe des Versuches ergab sich kein Unterschied gegenüber dem Verhalten im Dunkeln.

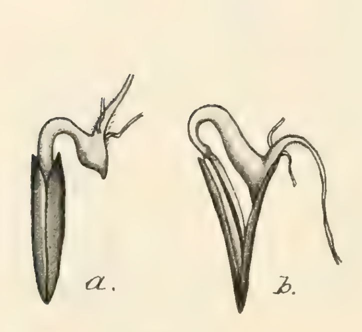


Fig. 41.
Auf dem Klinostaten im Dunkeln keimende Samen von *Cucumis sativus*, 2 Tage nach Keimungsbeginn.

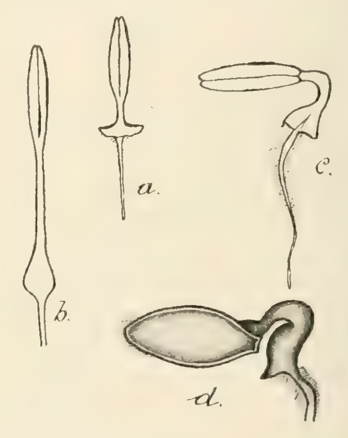


Fig. 42.
Cucumis sativus. *a* in feuchtem, dunklem Raume wurzelrecht fixierter Embryo, 24 Stunden nach Beginn der Streckung, *b* nach weiteren 24 Stunden. *c* auf dem Klinostaten im Dunkeln erwachs. Keiml., 2 Tage nach Streckungsbeginn. *d* aus hochkant horizontal fixiertem Samen erwachsener Keiml., 4 Tage alt; das Stemmorgan hat an dem Korke Rückhalt gefunden.

12. I. Die entschälten Embryonen zeigen Streckung von Hypokotyl und Wurzel.

13. I. Der Hypokotyl ist bei allen schalenlosen Keimlingen stark eingekrümmt, zumeist in der Ebene senkrecht auf die Keimblattfläche. Das Stemmorgan entsprechend der Krümmung an der Konkavseite deutlich entwickelt, durchwegs einseitig. — Aus den rotierenden Samen erscheint das Würzelchen.

14. I. Die Keimpflanzen, die ohne Schale gekeimt hatten, zeigen das in Fig. 11 auf S. 567 dargestellte Bild. Auf das eigentümliche, bei Ausschluß sämtlicher äußerer wachstumsrichtender Faktoren nur inneren Ursachen entspringende Wachstum, das die Verhältnisse der normalen Keimung so sicher nachahmt, wurde schon dort hingewiesen. Auch die Entwicklung des Stemmorgans geht dementsprechend vor sich.

Die kräftigere Entwicklung des Organs bei Pressung auf die Samenschale ist aus Fig. 41 zu ersehen, welche den heutigen Stand der Pflanzen, die aus rotierenden Samen gekeimt hatten, wiedergibt. Das Stemmorgan des Keimlings *a* ist im Verlaufe des Hypokotylwachstums von der Schale abgeglitten.

Versuch 49.

Kurz vorgequollene Samen von *Cucumis* teils mit, teils ohne Schale am 17. I. wurzelrecht in feuchten Kammern fixiert. Dunkel.

	Mit Samenschale	Ohne Samenschale
18. I.	Keine Veränderung.	
19. I.	Das Würzelchen erscheint.	Streckung der Wurzel und des Hypokotyls. An der Grenze der zwei Organe ist schon eine schwache Verdickung bemerkbar.
20. I.	Der Hypokotyl ist stark gekrümmt zwischen den spreizenden Schalenhälften verklemmt. Das Stemmorgan durchwegs einseitig u. kräftig an der Konkavseite entwickelt.	Hypokotyle gerade nach abwärts oder schwach gekrümmt. Stemmorgan überall sehr kräftig und ringförmig oder — bei 10% der Keimlinge — zweiseitig (Fig. 42 *a*).
21. I.	Bei einigen Keimlingen ist das einseitige Stemmorgan von seinem Stützpunkte abgeglitten.	Durch das positiv geotropische und das Dickenwachstum ist der Ringwulst in verschiedenem Grade ausgeglichen (Fig. 42 *b*). Bei einzelnen Keimlingen ist er fast ganz verschwunden.

Der Versuch zeigt, daß das Stemmorgan bei *Cucumis* außerordentlich frühzeitig zur Entwicklung gelangt und sich bei Ausschluß jeder Krümmung von Hypokotyl und Wurzel allseitig, manchmal auch zweiseitig ausbildet. Wird Hypokotyl und Wurzel aber, wie dies bei Keimung innerhalb der Samenschale erfolgt, am geradlinigen Wachstum durch die fest zusammenschließende Samenschale gehindert, so entsteht der Zwangskrümmung entsprechend ein in der Folge durch den Samenschalenkontakt verstärktes einseitiges Stemmorgan. Hierbei unterscheidet sich *Cucumis* von *Cucurbita*. Bei dieser entwickelte sich aus gleicher Ausgangslage der Samen, wie erinnerlich, stets ein ringförmiges oder zweiseitiges Organ. Der Unterschied kann mit Rücksicht auf das gleiche Verhalten entschälter Embryonen nur in der Schalenstruktur liegen. Jedenfalls leistet die Samenschale von *Cucumis* der Streckung von Hypokotyl und Wurzel mehr Widerstand als die Schale von *Cucur-*

bita. Die Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung von der Krümmung der beteiligten Organe in der kritischen Zone zeigte sich überdies deutlich in jenen wenigen Fällen, wo bei rotierend keimenden entschälten Embryonen die autonome Krümmung nicht wie allgemein sofort zu Beginn der Streckung in Aktion trat, sondern etwas später und dann in anderer Zone. Mittlerweile hatte sich das Stemmorgan ringförmig oder zweiseitig entwickeln können; ein solcher Fall ist in Fig. 42 *c* wiedergegeben.

Die Versuche mit Embryonen und Samen in flach und hochkant horizontaler Ausgangsstellung, auf deren Wiedergabe füglich verzichtet werden kann, ergaben die gleichen Resultate wie die entsprechenden Versuche mit *Cucurbita.* Nur auf eines möchte ich hinweisen: Im Gegensatze zu *Cucurbita*, bei der sich eine entschiedene Bevorzugung der Breitseiten des Hypokotyls rücksichtlich der Beteiligung am Aufbau des Stemmorgans feststellen ließ (vgl. Fig. 34 und 37), sind bei den meisten Individuen der zur Verwendung gelangten Gurkenrasse alle Seiten gleich gut befähigt, durch radiale Streckung des entsprechenden Zellenmaterials eine Wulstbildung hervorzurufen. Das ergibt sich übrigens schon aus dem geringen Prozentsatz der zweiseitigen Stemmorgane bei verhinderter Krümmung der beteiligten Hypokotyl- und Wurzelzone. Die exakt einseitige Entwicklung des Stemmorgans bei Keimung aus hochkant fixierten Samen zeigt Fig. 42 *d*, die einen Keimling wiedergibt, dessen einseitiges Stemmargan durch Pressung auf die Korkunterlage überdies eine bedeutende Förderung erfahren hat.

Wie schon in den einleitenden Worten zu diesem Abschnitte bemerkt wurde, gelang es Noll durch Drehung von horizontal keimenden *Cucurbita*-Embryonen um 180° zu einem Zeitpunkte, da sich das Stemmorgan an der Konkavseite des Bogens der positiv geotropischen Hypokotyl- und Wurzelkrümmung eben zu zeigen begann, Vorwölbung der Gewebe auf der neuen Unterseite zu erreichen, die sich in der Folge stärker entwickelte als die erstangelegte. Dies Versuchsergebnis ist Noll ein Beweis für die direkte Abhängigkeit der Organentwicklung von der Angriffsrichtung der Schwerkraft. Ich habe den Versuch mit *Cucurbita*-Keimlingen öfter wiederholt, konnte jedoch das Nollsche Ergebnis immer nur dann erzielen, wenn die Drehung der horizontalen Keimlinge vor Erreichung des geotropischen Krümmungsmaximums (90°) erfolgte. Ein zwingender Beweis für die direkte Abhängigkeit der Stemmorganentwicklung vom Schwerkraftsreize ist nun das Ergebnis meines

Erachtens nicht. Denn es ist ja klar, daß die wulstbildenden Elemente des Hypokotyls und der Wurzel, die sich bei geradlinigem Wachstum der bezeichneten Organe in der kritischen Zeit allseits radial strecken und nur durch gleichzeitige Inanspruchnahme bei der zur Krümmung führenden, stärkeren longitudinalen Streckung an der konvexwerdenden Seite daran gehindert werden, dann, wenn dies Hemmnis, wie nach rechtzeitiger Umdrehung um 180°, in Wegfall kommt, ihre radiale Streckung ausführen, wenn sie zu diesem Zeitpunkte noch hierzu befähigt sind. Diese Abhängigkeit ergibt sich auch aus dem folgenden Versuche mit *Cucumis sativus*.

Versuch 50.

Samen am 18. I. nach kurzer Quellung entschält und die Embryonen in 8 feuchten Zylindern an den Kotyledonen fixiert. Die Gefäße kamen gleich darauf auf den Dunkelklinostaten.

19. I. Streckung von Stengel und Wurzel bemerkbar.

20. I. 9 h vorm. Hypokotyl und Wurzel sämtlicher Keimlinge gekrümmt, bei 20% in der Kotyledonarebene, bei 80% senkrecht darauf. Das Stemmorgan einseitig an der jeweiligen Konkavseite deutlich entwickelt.

2 Keimlinge sind mangelhaft entwickelt und zeigen kein Stemmorgan.

11 h vorm. Es wird den Gefäßen möglichst rasch die Hälfte der Keimlinge entnommen und in bereitgehaltenen feuchten Kammern derart horizontal fixiert, daß das Stemmorgan und die konkave Seite der durchschnittlich 45° betragenden autonomen Hypokotylkrümmung nach oben schauen. Die übrigen Keimlinge rotieren weiter.

7 h nachm. An den Hypokotylen der fixierten Keimlinge keine Veränderung; die Wurzeln haben sich positiv geotropisch gekrümmt.

21. I. 9 h vorm. Die rotierenden Keimlinge haben den in Fig. 11, S. 567 dargestellten Zustand erreicht.

Die Haupttypen der erzielten Veränderung bei den horizontal fixierten Keimlingen sind in Fig. 43 wiedergegeben.

In der herangezogenen Figur ist die während der Rotation auf dem Klinostaten erreichte Hypokotylkrümmung durch die gestrichelte Linie angedeutet, der Zuwachs im Bereiche des Stemmorgans während des Wachstums in horizontaler Lage ist schattiert.

In Anbetracht der langen Zeit (22 Stunden) ist die geotropische Reaktion des Hypokotyls eine sehr geringe. Der Hypokotyl hat sichtlich die erste Periode lebhafteren Wachstums hinter sich und befindet sich im Zustande der Wachstumsdepression vor Beginn des erneuten lebhaften Wachstums in den mittlerweile geotropisch umgestimmten basalen Regionen. Die schwach *s*-förmige Form der Keimlinge vom Typus *b*, *c* und *e* deutet darauf hin, daß die basalen Teile schon negativ geotropisch reagieren, die Keimlinge vom Typus *d* haben sich schon vollkommen negativ geotropisch aufgekrümmt und verraten dadurch ihren Entwicklungsfortschritt gegenüber ihren Altersgenossen. Dementsprechend auch der Zuwachs im Bereiche des

Stemmorgans: bei Typus *a* und *f*, die keine negativ geotropische Reaktion aufweisen, der stärkste Zuwachs; bei *c* und *e* ein kleiner, entsprechend der negativ geotropischen Krümmung der Hypokotylbasis langgezogener Zuwachs; bei *d* überhaupt kein Zuwachs.

Der Versuch zeigt, daß die Zellen der stemmorganbildenden Zone verhältnismäßig lange die Fähigkeit bewahren, sich radial zu strecken, wenn sie durch eine gleichzeitige intensivere longitudinale Streckung hierin nicht gehemmt werden. Ist die Krümmung der kritischen Zone von Hypokotyl und Wurzel nicht zu weit ge-

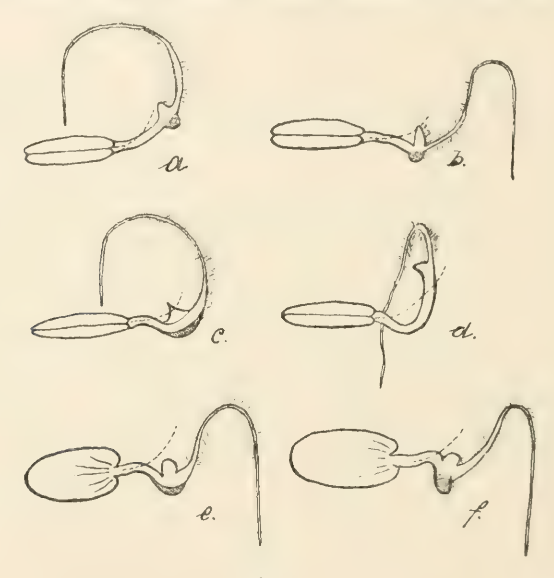


Fig. 43.
Cucumis sativus. Die Keimlinge rotierten 48 Std. auf dem Klinostaten; hierauf wurden sie in dunklem feuchtem Raume so horizontal fixiert, daß die primäre Krümmung nach oben gerichtet war. Resultat nach 24 Std. Die gestrichelte Linie zeigt die Stellung vor der Horizontallegung an, die nach dieser aufgetretenen Neubildungen schattiert.

diehen, so tritt nach Aufhebung der Hemmung, die dadurch erzielt wird, daß die eingeschlagene Krümmungsbewegung, sei sie autonom oder positiv geotropisch, mit Hilfe eines gegenwirkenden Reizes sistiert wird, die radiale Streckungstendenz der in Betracht kommenden Elemente je nach dem Entwicklungszustande bald mehr bald weniger stark in Aktion. Hierbei kann ein mittlerweile neu hinzukommender Faktor, der negative Geotropismus der Hypokotylbasis, neuerdings hemmend eingreifen. Eine Wulstbildung an der konvexen Seite kann auf keine Weise mehr erzielt

werden, wenn die primäre Krümmung in der kritischen Zone, wie bei Wachstum aus horizontaler Ausgangslage, einen Winkel von 90° oder einen noch höheren Grad erreicht hat.

Die gleiche Beziehung zwischen Krümmungswachstum und Wulstbildung und -veränderung und der gleiche Einfluß des Schalendruckes auf die Weiterentwicklung und Konsolidierung des Stemmorgans ergab sich aus Versuchen mit *Cyclanthera explodens* und mit *Scabiosa prolifera*. Über die mit jener durchgeführten Versuche, die ähnliche Resultate ergaben wie die Versuche mit *Cucurbita*, braucht nichts weiter gesagt zu werden; es seien nur an der Hand von Fig. 44 einige Bemerkungen über das weniger bekannte Stemmorgan der *Scabiosa*-Arten beigefügt. Fig. 44 *a* zeigt die Wirkungsweise des Stemmorgans bei der Keimung von *Scabiosa australis* nach Lubbock[1]). Wir sehen, daß die Fixierung des Organs an dem Flugkelche der Frucht erfolgt, wodurch dem aufwärts wachsenden Hypokotyl ein geeigneter Stützpunkt zur Hervorziehung der Kotyledonen aus der Frucht geschaffen wird. Die Abhängigkeit der Wulstbildung von der primären positiv geotropischen Krümmung von Hypokotyl und Wurzel, die ich für *Scabiosa prolifera* bei horizontaler Ausgangslage nachweisen konnte, wobei die relative Lage der Kotyledonarflächen zur Horizontalen eine verschiedene war, ist aus Fig. 44 *b* ersichtlich. Die der Klebsschen Abhandlung über Keimungsmorphologie und -biologie entnommene Figur[2]) zeigt

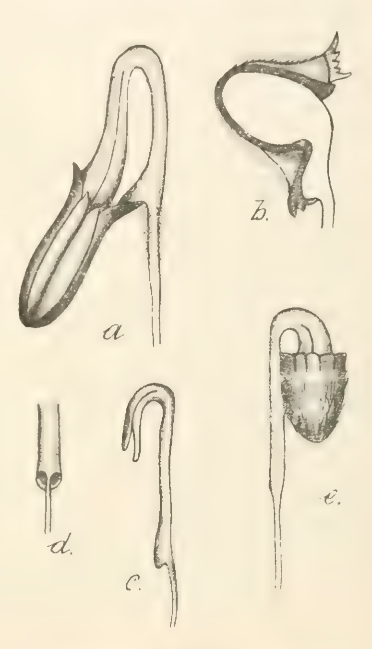


Fig. 44.
a keimender Samen von *Scabiosa australis* nach Lubbock. *b* Keimung aus einer horizontal liegenden Frucht von *Scabiosa dichotoma* nach Klebs. *c* normal erwachsener Keimling von *Scabiosa prolifera*, *d* dessen Hypokotylbasis um 90° gedreht. *e* auf dem Klinostaten im Tageslichte keimender Samen; der Flugkelch des Früchtchens ist abgeschnitten; Keimling 4 Tage alt.

1) Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings, II. Bd., S. 90. Fig. 449.
2) Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, S. 547, Fig. 4.

die geschilderte Beziehung für *Scabiosa dichotoma.* Wie bedeutungsvoll der Kontaktdruck für die Verstärkung des Stemmorgans und für seine Erhaltung bei der Weiterentwicklung der Keimpflanze ist, zeigt ein vergleichender Blick auf den aus normaler Frucht erwachsenen Keimling in Fig. 44 *c* und auf den viel jüngeren Keimling in Fig. 44 *e*, der aus einer Frucht erwachsen ist, welcher der Flugkelch abgeschnitten worden war. Das anfänglich deutliche Stemmorgan ist fast vollkommen ausgeglichen. Die allseitige, ringförmige Ausbildung des Stemmorgans bei Verhinderung der Krümmung in der kritischen Zone, die durch Rotation auf dem Klinostaten oder bei Keimung aus wurzelrechter Stellung der Frucht erzielt wurde, zeigt Fig. 12 auf Seite 572. Hierbei muß bemerkt werden, daß die starke, in konstanter Ebene auftretende autonome Krümmung während der positiv geotropischen Wachstumsperiode des Hypokotyls nur selten in der kritischen Zone erfolgt. Bei den rotierend keimenden Früchten und Embryonen von *Scabiosa prolifera* (vergl. Versuch 26, Seite 571) erhielt ich beiläufig bei $^3/_4$ der Keimpflanzen ein ringförmiges, bei $^1/_4$ ein einseitiges Stemmorgan, bei den aus wurzelrecht fixierter Frucht keimenden Pflanzen (vgl. Versuch 27, Seite 572) fast durchwegs ringförmige Organe. Die autonome Aufkrümmung dieser Keimpflanzen erfolgte erst nach vorausgehender kurzer, exakt positiv geotropischer Streckung und zwar in einer knapp oberhalb der organbildenden Grenzzone zwischen Hypokotyl und Wurzel liegenden Region.

C. Zusammenfassung.

1. Die zu einer wulstförmigen Verdickung führende Radialstreckung von Elementen der Grenzzone zwischen Hypokotyl und Wurzel tritt bei *Cucurbita, Cucumis, Cyclanthera* und *Scabiosa* sehr bald nach Keimungsbeginn, unabhängig vom Einflusse der Samen- oder Fruchthülle ein und ist stets allseitig (bei elliptischem Querschnitt des Hypokotyls mit Bevorzugung der Breitseiten), wenn das primäre Wachstum von Hypokotyl und Wurzel geradlinig erfolgt.

2. Eine einseitige Entwicklung des Wulstes kommt dann zustande, wenn die an der Wulstbildung beteiligten Elemente bei Ausführung einer Krümmung — sei es eine durch den Schwerkraftsreiz verursachte positiv geotropische, sei es eine durch mechanische Hemmung erzwungene oder eine inneren

Ursachen entspringende — infolge der gleichzeitigen Inanspruchnahme bei der intensiveren Längsstreckung der konvexwerdenden Seite an der Radialstreckung gehindert werden.

3. Die weitere Gestaltung des Wulstes, die bis zu seinem völligen Verschwinden gedeihen kann, ist nicht nur vom Dickenwachstum des Stengels und der Wurzel, sondern auch vom Längenwachstum des Hypokotyls abhängig. Hierbei kann sich die in der Spitzenregion wachsende Wurzel nicht beteiligen. Die Mitwirkung der radial gestreckten Elemente der wulstförmigen Verdickung am Längenwachstum wird nach erfolgter geotropischer Umstimmung in den basalen Teilen des Hypokotyls und ganz besonders bei Ausführung einer negativ geotropischen Krümmung in der bezeichneten Region bemerkbar.

4. Durch den Druck auf die Samenschale oder bei *Scabiosa* auf den Flugkelch der Frucht wird eine Verstärkung der wulstförmigen Bildung erzielt und deren Elemente derart verändert, daß sie sich am ferneren Längenwachstum des Stengels nicht mehr oder nur schwach beteiligen. Selbst an sehr weit vorgeschrittenen Keimpflanzen ist in diesem Falle das Stemmorgan noch deutlich erkennbar.

5. Bei ringförmiger oder zweiseitiger Anlage des Wulstes und darauf folgender einseitiger Pressung können alle Teile des Stemmorgans in ihrer Größenentwicklung gefördert werden, auch solche, die nicht direkt den Druck erleiden.

Schlußbemerkungen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung finden sich am Schlusse jedes einzelnen Abschnittes zusammengefaßt; demnach kann es sich nur mehr darum handeln, mit einigen Worten rückblickend auf die Hauptmomente der Arbeit, die sich vorzüglich mit der Analyse der unter natürlichen Bedingungen auftretenden Nutationen des Keimlings beschäftigt, zurückzukommen.

Als Hauptergebnis erscheint die Tatsache, daß der Schwerkraftsreiz sowohl an der Einkrümmung des Hypokotylgipfels als auch an der Kniebildung des Monokotylenkeimblattes beteiligt ist. In der Anlage sind die bezeichneten Krümmungen positiv geotropische Reaktionen; sie werden in der Folge bald mehr

bald weniger selbstregulatorisch verstärkt. Von Fällen, da eine solche Verstärkung ganz ausbleibt (*Lepidium*-*Sinapis*) bis zu den äußerst energischen Krümmungsbewegungen der Dikotylenkeimlinge aus endospermhältigen Samen lassen sich verschiedene Grade der autonomen Fortsetzung der ursprünglich positiv geotropischen Krümmung feststellen. Die Krümmungszone wandert dann nicht selten aus dem Hypokotyl in die Stiele der zusammenschließenden Keimblätter, wobei gleichzeitig die Einstellung in eine konstante Krümmungsebene erfolgt.

Auch die positiv geotropische Reaktion selbst kann jedoch durch Krümmungsbestrebungen, die inneren Ursachen entspringen, beeinflußt, ja sogar unterdrückt werden. So dann, wenn Krümmungen angestrebt werden, die sich unter Ausschluß geotropischer Reaktionsmöglichkeit als Folgeerscheinungen des Krümmungszustandes im ruhenden Samen erweisen *(Atriplex)*, oder wenn der Hypokotyl nach kurzem positiv geotropischen Wachstum mit ziemlicher Plötzlichkeit in konstanter Ebene eine autonome Bewegung ausführt *(Galium, Ipomoea, Scabiosa)*.

Eine besondere Hervorhebung verdienen Fälle, wo ohne Ermöglichung einer geotropischen Reaktion, also bei Keimung auf dem Klinostaten, mehr oder weniger exakt die Bewegung ausgeführt wird, die sich bei normalem Wachstum als von der Schwerkraftsrichtung abhängig erweist: so vom Hypokotyl von *Cucumis* und *Scabiosa*, vom Keimblatte der Monokotylen. Hier liegt eine im Laufe phylogenetischer Entwicklung im Zusammenhange mit den äußeren morphologischen Verhältnissen geschaffene innere plasmatische Struktur vor, die sich unter dem konstanten Einflusse der Erdschwere ausgebildet hat. Sie ist bei *Cucumis* und den Monokotylen labil, bei *Scabiosa* in ihrem Bewegungseffekte schwer beeinflußbar.

Im Gegensatze hierzu stehen jene Typen, die zu Beginn der Keimung in ihrem Stengel regellose Krümmungen ausführen oder durch ihre Lage im ruhenden Samen zu stark gekrümmtem primären Wachstum veranlaßt werden. In diesen Fällen hängt nicht selten die sichere normale Befreiung des Stengels und der Wurzel aus Frucht- oder Samenhüllen von der Mitwirkung des Schwerkraftsreizes *(Sinapis)* oder von diesem Faktor und von der Ausgangslage des keimenden Samens ab *(Atriplex)*.

Ohne die primäre positiv geotropische Reaktion zu verhindern, wird eine starke Krümmung der Gipfelzone des Stengels durch

mangelhafte Wasserversorgung des Wurzelwerkes (*Helianthus*, Cruciferen, Coniferen) und durch frühzeitige Eingriffe traumatischer Natur in die basale Hälfte der Kotyledonen (*Helianthus*) hervorgerufen.

Das Substrat wirkt als mechanischer Faktor vorübergehend krümmungsverstärkend, wenn bei Keimlingen aus endospermlosen Samen der positiv geotropisch oder zudem autonom gekrümmte Gipfel von den negativ geotropischen Teilen des Stengels aufwärts geführt wird; es wirkt krümmungshemmend auf die starken autonomen Bewegungen des Gipfels von Keimlingen, die aus endospermhältigen Samen erwachsen.

Die Ausgleichung der Krümmung des ruhenden Embryos und der Krümmungen, die sich im Verlauf der Keimlingsentwicklung einstellen, erfolgt selbstregulatorisch.

Das Licht ist rücksichtlich der Krümmungsbewegung des Hypokotylgipfels bei den einzelnen Typen nicht gleich wirksam. Im allgemeinen läßt sich ein hemmender Einfluß auf die Einkrümmung und ein beschleunigender Einfluß auf den Gegenvorgang feststellen. Einzelne Typen können ohne Licht den Gipfel überhaupt nicht geraderichten (*Cyclanthera*, *Galium*). Während das Licht als diffuses Agens die Krümmungsvorgänge in der ersten, positiv geotropischen Wachstumsperiode des Hypokotyls nicht beeinflußt, konnte zu dieser Zeit bei *Helianthus* und *Sinapis* ein tropistischer Einfluß des Faktors nachgewiesen werden: der Keimstengel der genannten Pflanzen reagiert negativ phototropisch. Da dies Reaktionsvermögen bei *Helianthus* auch nach erfolgter geotropischer Umstimmung der basalen Teile des Keimstengels in seiner Gipfelregion durch einige Zeit erhalten bleibt, kann bei entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen auch der tropistische Lichtreiz an der Gipfeleinkrümmung mitbeteiligt sein.

Leipzig—Innsbruck, Anfang Dezember 1911.

Literatur-Verzeichnis.

Acton siehe Fr. Darwin.

Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89, Ergbd. 1901.

Copeland, Positive Geotropism in the hypocotyl or cotyledon. Botanic. Gazette, 31, 1901.

Crocker, Knight a. Roberts, The peg of the *Cucurbitaceae*. Botanic. Gazette, 50, 1910.

Darwin, Chr., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (Übersetzung von J. V. Carus). Stuttgart 1881.

Darwin, Fr. a. Acton, Practical Physiology of Plants. Cambridge 1895.

Detmer, Über Photoepinastie der Blätter. Botan. Zeitung, 1882.

Dufour, J., Études d'anatomie et de physiologie végétales. Züricher Inauguraldissertation, Lausanne 1882.

Dutrochet, Recherches anatomiques et physiologiques, 1824.

Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., XLI, 1905.

— Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1907.

Flahault, Sur le talon de la tigelle de quelques Dicotylédones. Bullt. de la soc. bot. de France, 24, 1877.

v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1907.

Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze. Wien 1877.

Hering, F., Über Wachstumskorrelationen in Folge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Bot., XXIX, 1896.

Josing, Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Lichte. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVI, 1901.

Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuch. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, 4. Heft, 1885.

Knight, L. J. siehe Crocker.

Lidforss, Über den Geotropismus einiger Frühlingspflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVIII, 1903.

Linsbauer, K. u. Vouk, Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln (Vorl. Mittg.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909.

Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings. London 1892.

Graf Luxburg, Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., XLI, 1905.

Molisch, Über den Einfluß des Tabakrauches auf die Pflanze. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, 120, Abt. I, 1911.

Müller, N. J. C., Botanische Untersuchungen, I, 1872.

Neljubow, Geotropismus in der Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 29, 1911.

Neubert, Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVIII, 1903.

Noll, Heterogene Induktion. Leipzig 1892.

— Über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXIV.

— Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb., 1900.

— Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb., 1901, Ergbd. I.

Ohno, Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1908.

Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, 1892.

— Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, 1897.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. Leipzig 1904.

Richter, O., Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 21, 1903.

— Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, 115, Abt. I, 1906.

— Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Medizin. Klinik, 1907, Nr. 34.

— Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVI, 1909.

— Die horizontale Nutation. Sitzungsber. der Wiener Akad., 119, Abt. I, 1910.

Rimmer, Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsber. der Wiener Akad., 89, I Abt., 1884.

Roberts siehe Crocker.

Sachs, Über die Keimung von *Allium Cepa*. Botan. Zeitung, 1863.

— Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., Leipzig 1874.

Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVIII, 1910.

Tscherning, Untersuchungen über die Entwickelung einiger Embryonen bei der Keimung. Tübinger Inauguraldissertation 1872.

Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.

Vouk siehe Linsbauer.

Wiesner, Die undulierende Nutation der Internodien. Sitzungsber. der Wiener Akad., 77, 1. Abt, 1878.

— Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, eine kritische Studie über das gleichnamige Werk Ch. Darwins nebst neuen Untersuchungen. Wien 1881.

Wortmann, Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*. Botan. Zeitung, 1882.

Wyplel, Beiträge zur näheren Kenntnis der Nutation. Österr. botan. Zeitschr., 1879.



Inhalt

des vorliegenden 5. Heftes, Band L.



